А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

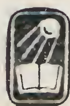
ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 55

3

МАРТ



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

ЛЕНИНГРАД 1970

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ • ТОМ 55 (1970) № 3

УДК 300.12.001.1 : 58(47)

ЛЕНИНСКОЕ НАСЛЕДИЕ И СОВЕТСКАЯ БОТАНИКА

LENIN'S HERITAGE AND THE SOVIET BOTANY

Столетие со дня рождения Владимира Ильича Ленина — одна из знаменательнейших дат в истории человечества. Эту дату отмечают во всем мире, но особенно дорога она нам — гражданам Советского Союза, государства, созданного свыше 50 лет тому назад под руководством великого революционера, великого ученого, великого мыслителя.

Неисчерпаемо богатство ленинских идей; их жизненность и действенность блестяще показала история. И нет такой области нашей жизни, в которой не проявилось бы их плодотворное действие. Чрезвычайно сильно повлияли они и на развитие советской науки; ее создатели так или иначе прошли ленинскую школу, всю свою жизнь учились и учатся у Ленина, осуществляли и осуществляют ленинские заветы.

Воздействие ленинского наследия проявляется во всех научных дисциплинах, но в разных науках оно принимает различные формы. Есть науки, которыми Владимир Ильич занимался непосредственно, в которых он творил как ученый самого высокого ранга. К ним относятся прежде всего философия и весь цикл общественных наук. Но не менее мощным оказалось влияние ленинских идей и на те науки, которые лежали вне сферы научных интересов Владимира Ильича. Воздействие ленинского гения на эти научные дисциплины осуществлялось по двум основным каналам. С одной стороны, их развитие определялось государственной деятельностью В. И. Ленина как творца нового социалистического общества, заложившего основы новой политики в области науки. С другой стороны, на них все возрастающее влияние оказывали ленинские философские труды, составляющие новый этап в развитии диалектического материализма. Сказанное в полной мере относится и к нашей науке, к ботанике.

Свыше 50 лет идет советский народ в авангарде человечества, прокладывая ему путь к коммунизму. В основе этого непрерывного поступательного движения лежат общие закономерности коммунистического строительства. Одной из наиболее существенных закономерностей, вытекающей из коренных особенностей социализма как самой совершенной общественно-экономической формации, является постоянное возрастание роли науки в жизни общества.

Великий Ленин уже в первые годы существования советского государства видел его важнейшую задачу в том, «чтобы наука действительно входила в плоть и кровь, превращалась в составной элемент быта вполне и настоящим образом».[1] На научных основах, «по последнему слову новейшей науки»,[2] развиваются у нас все области экономической, политической и культурной жизни страны, строится процесс общественного производства материальных и духовных ценностей.

Чем больше успехи коммунистического строительства, чем выше уровень производительных сил, тем значительнее становится роль науки, тем

[1] В. И. Ленин, Полное собрание сочинений, т. 45, стр. 391.
[2] Там же, т. 43, стр. 210.

полнее и глубже входит она в нашу жизнь, «в плоть и кровь» нашего общества. Это мы отчетливо видим и на примере биологии в целом, и на примере одного из фундаментальных разделов биологии — ботанике.

За годы Советской власти неузнаваемо изменилось положение науки в нашей стране. Наука, в том числе и ботаника, стала общегосударственным делом, ее развитие планируется, организуется и финансируется наряду со всеми отраслями народного хозяйства и культурного строительства, а ее рекомендации кладутся в основу законодательных актов и правительственных постановлений. Но мы никогда не забудем, что краеугольный камень нашей политики в области науки был заложен В. И. Лениным еще в первые месяцы руководства государством; об этом свидетельствует, в частности, предназначенный для Академии наук его замечательный «Набросок плана научно-технических работ»,[1] датируемый концом апреля 1918 г.

Наука всегда была связана с практикой, она всегда служила человеку, но только при социализме были созданы условия, обеспечивающие сознательное, планомерное и последовательное внедрение науки в повседневную жизнь общества. Связь науки с практикой, осуществляясь теперь в принципиально новых формах, приобретает все большее значение для развития не только народного хозяйства, но и самих научных исследований.

Поэтому о каких бы крупных достижениях советских ботаников не шла речь, мы с полным основанием можем говорить о реализации в них ленинских идей, о выполнении ленинских предначертаний, об осуществлении ленинской политики в области науки. Это в равной степени относится к таким трудам, как «Флора СССР» и многочисленные «Флоры» союзных республик, к «Геоботанической карте СССР» и ко всему комплексу ботанико-картографических работ, к успешно осуществляемым поискам новых полезных растений для нужд народного хозяйства и к разработке проблемы комплексного и долговременного использования природных растительных ресурсов и их охраны, к исследованиям структуры и функций растений на всех уровнях организации, имеющим конечной целью овладение процессами их индивидуального развития и повышения их продуктивности, и к фундаментальным трудам, посвященным культурным растениям и т. д.

Следует подчеркнуть, что та большая роль, которую играет наука в жизни нашего общества, требует от ученых особой ответственности и принципиальности при подготовке практических рекомендаций правительственным органам, хозяйственным организациям и т. п., советские ученые должны с ленинской настойчивостью и последовательностью пропагандировать, защищать и внедрять научно обоснованные мероприятия, направленные на оптимизацию использования растительного мира нашей страны. Память великого Ленина, основоположника советского государства, обязывает ботаников уделять особое внимание этой стороне дела, особенно вдумчиво и критично подходить к тем выводам научных исследований, которые могут иметь выход в практику, способствовать улучшению жизни советского народа и укреплению мощи нашей страны в настоящем и будущем.

Влияние ленинского философского наследия может быть прослежено во всех разделах ботаники, тема эта безгранична, но здесь мы остановимся лишь на двух основных моментах, сыгравших важнейшую роль в развитии советской ботаники в целом.

Прежде всего, речь идет о том глубоком анализе революции в естествознании XX века, который был осуществлен В. И. Лениным в «Материализме и эмпириокритицизме», и о разработанном на этой основе учении о взаимоотношениях науки и философии. Владимир Ильич объектом своего исследования взял физику, первую из естественных наук, вступившую в фазу революции, но принципы его анализа целиком и полностью применимы и к биологии. Философские выводы из развития современной

[1] Там же, т. 36, стр. 228.

биологии были сделаны уже после смерти Владимира Ильича в результате коллективных усилий советских ученых, исходивших из ленинских установок. Опираясь на ленинское философское наследие, советские биологи, а в их числе и ботаники, научились различать подлинные достижения науки и чуждые ей идеалистические искажения и наслоения, овладели методом диалектико-материалистического анализа естественнонаучных данных, наглядно усвоили положение о борьбе двух партий в философии, стали настоящими воинствующими материалистами.

Не меньшее значение для научного творчества ботаников имело развитие В. И. Лениным учения о материалистической диалектике, особенно в его «Философских тетрадях», тщательно штудируемых уже несколькими поколениями ученых. Ленинское представление о «живом дереве, живого, плодотворного, истинного, могучего, всесильного, объективного, абсолютного, человеческого познания»[1] конкретизировалось во всех областях естественных наук. Его замечательные «Элементы диалектики» [2] дали в руки ученым мощное оружие диалектического анализа явлений материального мира. Ленинские мысли о всесторонности и всеобъемлющем характере взаимосвязей в природе, о причине и следствии как моментах этой всемирной взаимосвязи, об отрицании как моменте связи и развития, о борьбе, единстве, переходах противоположностей и т. д. были полностью восприняты и усвоены советскими ботаниками, нашли творческое преломление в их собственных исследованиях.

Возьмем, например, такие ленинские тезисы, как «от сосуществования к каузальности и от одной формы связи и взаимозависимости к другой, более глубокой, более общей» [3] или: «Причина и следствие, ergo, лишь моменты всемирной взаимозависимости, связи (универсальной), взаимосцепления событий, лишь звенья в цепи развития материи».[4] Эти идеи несомненно оказали определяющее влияние на разработку всего комплекса основных идей биогеоценологии.

Конечно, материалистом и диалектиком должен быть в своей работе любой ученый, проникающий в тайны природы, независимо от того, применяет ли он диалектическую логику сознательно или приходит к ней стихийно, Но сознательное овладение методом диалектики намного эффективнее, выгоднее, плодотворнее.

Поэтому во всех тех случаях, когда мы говорим о наиболее крупных теоретических достижениях советской ботаники, будь то учение о биогеоценозах или теория происхождения и эволюции культурных растений, разработка основ современной экспериментальной систематики или широкие ботанико-географические обобщения, всегда мы можем проследить сознательное использование гносеологического аппарата марксистско-ленинской философии, а следовательно влияние ленинского гения.

Это влияние сохранится в советской ботанике навсегда.

---

[1] Там же, т. 29, стр. 322.
[2] Там же, стр. 202—203.
[3] Там же, стр. 203.
[4] Там же, стр. 143.

УДК 52 (47) : 338.984.2

Е. М. Лавренко и Ал. А. Федоров

СОСТОЯНИЕ И ПЕРСПЕКТИВЫ РАЗВИТИЯ БОТАНИЧЕСКОЙ НАУКИ В СССР [1]

E. M. LAVRENKO AND AL. A. FEDOROV. THE STATUS AND THE PROSPECTS OF THE DEVELOPMENT OF BOTANICAL SCIENCES IN THE U. S. S. R.

Четвертый делегатский съезд Всесоюзного ботанического общества проводит свою работу накануне празднования столетия со дня рождения великого революционера и ученого, создателя первого в мире социалистического государства Владимира Ильича Ленина, в период разработки планов следующей пятилетки, которая начинается в 1971 г. Все это обязывает нас очень внимательно отнестись к анализу состояния ботанической науки в нашей стране и к разработке основных направлений плана работ на 1971—1975 гг. Необходимо также учесть решения ЦК КПСС и Совета Министров СССР, касающиеся развития науки в нашей стране. Ботаническая наука является основным фундаментом растениеводства и лесоводства, а также животноводства (имея в виду кормодобывание для сельскохозяйственных животных) и медицины, поскольку многие растения дают первоклассные лекарственные вещества.

Кроме того, в течение ближайших лет нам нужно учитывать то, что очередной международный ботанический конгресс соберется в 1975 г. в нашей стране, и мы обязаны достойным образом представить на этом конгрессе отечественную ботаническую науку.

За время, прошедшее после Третьего делегатского съезда Всесоюзного ботанического общества, который состоялся в сентябре 1963 г., т. е. за 1963—1969 годы, советские ботаники добились крупных успехов в развитии многих разделов ботаники.

Эти успехи в значительной мере связаны с тем, что с конца 1964 г., после Октябрьского пленума КПСС, коренным образом изменилось положение биологической науки в нашей стране. Были отвергнуты те антинаучные представления в биологии, которые в административном порядке поддерживались ранее и которые препятствовали развитию всех биологических наук, а особенно генетики, молекулярной биологии и разработке многих общебиологических проблем.

Упомянем некоторые из наиболее крупных достижений в области ботанической науки в СССР.

В познании флоры Советского Союза наиболее важным событием является окончание тридцатитомной «Флоры СССР» (1964 г.), вероятно, наиболее крупного во всем мире произведения в области флористики за последнее пятидесятилетие. Закончен также ряд крупных (многотомных) региональных флор: «Флора УРСР» (Украины), «Флора Казахстана», «Флора Киргизской ССР» и некоторые другие. Из крупных бриологических

[1] Настоящая статья представляет несколько расширенный доклад на IV Делегатском съезде ВБО в Тбилиси 7 октября 1969 г. В подготовке доклада принимали участие также А. И. Толмачев (вопросы географии растений) и М. С. Яковлев (морфология растений).

работ нужно упомянуть опубликованную Д. К. Зеровым (1964) монографию о печеночных и сфагновых мхах Украины.

В области изучения низших растений флоры СССР следует отметить опубликование фундаментальных региональных монографий по водорослям планктона Каспийского моря А. И. Прошкиной-Лавренко и И. В. Макаровой (1968), по зеленым, бурым и красным водорослям южных морей СССР А. Д. Александровой (1967), а также превосходную монографию А. Н. Окснера (1956, 1968) по лишайникам Украины (из трех выпусков напечатано два) и др.

По общим вопросам систематики и морфологии цветковых растений вышли в свет очень ценные монографии А. Л. Тахтаджяна — «Основы эволюционной морфологии покрытосеменных» (1964) и «Система и филогения цветковых растений» (1966), а также книга В. А. Поддубной-Арнольди (1964) «Общая эмбриология покрытосеменных растений».

В области экологии растений и фитоценологии (геоботаники) следует отметить сильно расширившийся фронт стационарных исследований растительного покрова, на важность которых для развития различных разделов ботаники неоднократно указывал академик В. Н. Сукачев, многолетний президент нашего Общества. За отчетные годы были опубликованы некоторые результаты этих исследований, проводившихся в южной тайге Ярославской области, в подмосковных сложных ельниках и сосняках, лесостепных дубравах, горных лесах Саян, в западносибирских болотах, степях и пустынях Казахстана, степях Забайкалья, в различных типах растительного покрова Таджикистана, Узбекистана, Грузии и т. д. Весьма существенно, что часть этих исследований носила в той или иной мере комплексный характер и что значительную роль в них играли полевые эколого-физиологические, а иногда и микробиологические работы. Однако, к сожалению, все эти исследования все же не достигли того высокого уровня, который необходим для полноценного изучения экосистем, в частности в их сухопутном выражении — биогеоценозов в смысле В. Н. Сукачева.

Большое внимание в последние годы привлекают вопросы, связанные с изучением биологической продуктивности растительного покрова. Это отчасти связано с проведением Международной биологической программы (МБП). В связи с этим следует отметить публикацию сводок: Л. Е. Родин и Н. И. Базилевич «Динамика органического вещества и биологический круговорот в основных типах растительности» (1965); Л. Е. Родин, Н. П. Ремезов, Н. И. Базилевич «Методические указания к изучению динамики (органического вещества, — *Е. Л.*) и биологического круговорота в фитоценозах».

Из крупных работ в области ботанической картографии, вышедших в свет в последние годы, следует упомянуть серию оригинальных карт растительности всех материков, составленных под редакцией В. Б. Сочавы, а также карт ареалов видов растений, характерных для разных материков. Эти карты опубликованы в комплексном «Физико-географическом атласе Мира» (1964), единственном пока издании подобного рода в мировой картографии.

В последние годы у нас начинают успешно применяться математические методы в систематике и фитоценологии; однако эти методы еще не получили широкого распространения в ботанических исследованиях.

Хотя биогеоценология в ее полном объеме и выходит за рамки ботаники, нельзя не упомянуть, что в отчетный период были опубликованы под редакцией В. Н. Сукачева и Н. В. Дылиса две важнейшие коллективные монографии по биогеоценологии: «Основы лесной биогеоценологии» (1964) и «Программа и методика биогеоценологических исследований» (1966).

В последние годы увеличилось количество ботанических журналов. Так, с 1965 г. начал выходить журнал «Растительные ресурсы», а с 1967 г. — журналы «Микология и фитопатология» и «Лесоведение».

Мы не собираемся подробно останавливаться на успехах советской ботаники. Это уже сделано в особых изданиях, опубликованных недавно,

в 1967 г., к пятидесятилетию Советского государства, а также в довольно многочисленных журнальных статьях. Выше, а отчасти и далее, приводятся только отдельные примеры ботанических исследований, выполненных или опубликованных в 1963—1969 гг., примечательных в том или ином отношении.

Однако по ряду разделов ботаники наблюдается отставание от современного уровня науки.

В настоящее время признано, что наиболее важной областью биологии является молекулярная биология, изучающая физико-химические основы жизни. Как известно, в мировой науке в этой области имеются выдающиеся достижения. По некоторым причинам, отчасти упомянутым выше, у нас в этой области в прошлом имелось значительное отставание, которое за последние годы в значительной мере (хотя и не полностью) ликвидировано; это способствовало также дальнейшему прогрессу и в ряде смежных наук — биохимии, биофизике, генетике, физиологии растений и животных.

В последние годы в число важнейших проблем науки вошла также проблема биосферы как среды обитания человека. Сохранение на оптимальном уровне динамического равновесия и сложившихся отношений в биосфере — среде обитания человека и его хозяйственной деятельности — является важнейшим условием, определяющим благополучие человека в ближайшем и отдаленном будущем на Земле. Кроме того, именно в биосфере (понимая ее в том широком объеме, как это предложил В. И. Вернадский) человек черпает большинство природных ресурсов для своей хозяйственной деятельности. В создании режимов биосферы и в геологическом прошлом, и в настоящем огромную роль играли и играют организмы, в первую очередь растительные, от цветковых растений до бактерий и вирусов. Поэтому чрезвычайно велика роль ботаники в изучении биосферы. Понятие об экосистеме (А. Г. Тенсли) и биогеоценозе (В. Н. Сукачев), разработанные геоботаниками, а также целые науки — биоценология, фитоценология, биогеоценология имеют самое непосредственное отношение к учению о биосфере и изучению последней.

Но хотя познание физико-химических основ жизни и биосферы как среды обитания человека и является в настоящее время чрезвычайно актуальным, необходим сплошной фронт развития всех разделов биологической, а в том числе и ботанической науки. Без развития всех разделов ботаники невозможно изучение биосферы и тех ее режимов, которые определяют условия существования человека на Земле, так как именно организмы и в первую очередь растения (от цветковых до бактерий) и создают эти режимы.

Многие так называемые «описательные» биологические, а в их числе и ботанические науки нередко обвиняют в том, что они разрабатываются старыми методами. В известной мере это правильно, но такое признание не должно опорочивать «старые» методы исследования, которые в большинстве случаев дали очень много для развития ботаники и должны применяться, иногда в несколько модифицированном виде, наравне с новыми методами.

Для современных биологических и даже шире — всех естественных наук характерно взаимное проникновение методов. Поэтому во всех разделах ботаники должны широко использоваться физиологические, биохимические и биофизические, математические методы исследования на их современном уровне; это потребует серьезного переоборудования многих наших ботанических лабораторий, главным образом насыщения их современными приборами, в том числе и для физиологических и биохимических исследований.

При изучении морфологии растений, помимо световых микроскопов, должны быть широко использованы электронные сканирующие и люминесцентные микроскопы. В настоящее время без последних (а особенно без электронных микроскопов) невозможно изучение на современном уровне клеток, тканей и даже спор и пыльцы растений. Это касается как высших, так и низших растений.

Таким образом, необходима современная технизация ботанической науки, что потребует естественного увеличения капиталовложений для ее развития, а также для подготовки соответствующих кадров, владеющих новыми методами и новой техникой исследования.

Очевидно, необходимо при центральной организации ВБО в Ленинграде организовать особую комиссию по современной аппаратуре для исследований в различных разделах ботаники и систематически публиковать информацию о новой аппаратуре в «Ботаническом журнале», в разделе «Методика ботанических исследований».

После этих общих замечаний, следуя установившейся на делегатских съездах ВБО традиции,[1] кратко охарактеризуем проблематику исследований в различных разделах ботаники на ближайшие годы, точнее на ближайшую пятилетку.

В области изучения **низших растений (водорослей, грибов, лишайников)** в связи с их слабой изученностью в нашей стране, все еще остается весьма актуальной элементарная инвентаризационная работа по учету видового состава указанных групп растительных организмов. В связи с этим необходимо всемерное развитие флористико-систематических исследований всех групп низших растений, особенно в наименее изученной в этом отношении азиатской части СССР.

Как известно, у нас не хватает пособий для определения низших растений, что и тормозит дело их изучения на обширной территории Советского Союза. Поэтому необходимы скорейшее составление и публикация общесоюзных и региональных определителей по всем группам низших растений, рассчитанных на широкие круги специалистов и учащихся и в то же время стоящих на современном уровне таксономической науки. Особенно необходимо возможно скорее составить и опубликовать ряд многотомных пособий для определения низших растений, подготовка которых предпринята Ботаническим институтом АН СССР при участии других ботанических учреждений; следует окончить давно начатый и частично опубликованный «Определитель пресноводных водорослей СССР», а также «Определитель лишайников СССР» (составление и публикация которого начаты недавно) и опубликовать намеченный к составлению «Определитель грибов СССР». Следует также всемерно ускорить составление и публикацию очередных томов приостановившегося в последние годы издания «Флора споровых растений СССР» (БИН АН СССР), а также соответствующих региональных «Флор», монографических обработок и сводок по отдельным группам низших растений.

Нельзя, конечно, ограничиться только инвентаризацией состава низших растений флоры СССР. Необходимо повысить общий уровень изучения низших растений, в частности их морфологии, размножения, онтогенеза, химического состава, а также закономерностей микро- и макроэволюции, что возможно на достаточно высоком уровне только при использовании современной микроскопической техники, микробиологических, физиологических, биохимических и других методов. В зарубежной ботанической литературе в последние годы публикуется очень большое количество работ по изучению тонкой структуры водорослей, грибов и других низших растений, выполненных с помощью электронных микроскопов. У нас же подобное изучение почти не проводится, за исключением некоторых групп синезеленых водорослей (исследования Л. А. Левченко, М. А. Пешкова).

Вообще современный уровень изучения низших растений у нас совершенно не соответствует роли этих организмов в природе — в процессах накопления первичной биологической продукции (водоросли, отчасти лишайники) и разложения мертвых органических веществ (грибы), в пара-

---

[1] См. статью В. Н. Сукачева и Ал. А. Федорова «Роль современной ботаники в строительстве коммунистического общества и в повышении уровня сельского хозяйства и медицины СССР и главнейшие задачи, стоящие перед ней» (доклад на Третьем делегатском съезде ВБО 23 сентября 1963 г.) и резолюцию этого съезда — «Об очередных задачах ботаников в Советском Союзе», опубликованные в «Ботаническом журнале» (т. 49, в. 2, 1964).

зитических и симбиотических взаимоотношениях с высшими растениями (грибы), а также их значению (положительному и отрицательному) для народного хозяйства и медицины.

Имеет непосредственное практическое значение изучение морских высших водорослей, употребляемых в пищу и для иных целей, водорослей, массово разрастающихся в водоемах промышленного значения, а также принимающих участие в очистке загрязненных вод, азотфиксирующих синезеленых водорослей и др. В области микологии, помимо изучения всякого рода паразитических грибов, а также грибов, дающих антибиотики, следует обратить особое внимание на изучение сапрофитных грибов, разрушающих различные материалы и обусловливающих огромные потери в народном хозяйстве.

У нас в настоящее время отсутствуют крайне необходимые фундаментальные руководства по альгологии, микологии и лихенологии, стоящие на уровне современной науки.

Необходимо составление таких руководств и издание переводов соответствующих зарубежных монографий.

По разделу **морфологии (в широком смысле) высших растений** необходимо расширение работ по изучению закономерностей развития структуры растений на всех ее уровнях в онто- и филогенезе. Нужна интенсификация исследований по основным разделам морфологии: органографии, анатомии, эмбриологии, цитологии и др. Эти исследования должны проводиться во всех направлениях: сравнительно-морфологическом, функциональном, экологическом и тератологическом, что будет способствовать разработке проблем эволюции растительного мира. Большинство этих направлений в СССР развивается еще далеко не достаточно. Особенно это касается эмбриологии и цитологии растений, которые в СССР в настоящее время разрабатываются значительно слабее, чем аналогичные зоологические дисциплины, развитие которых обеспечено двумя специальными институтами в системе Академии наук СССР.[1]

Можно рекомендовать следующие направления исследований по основным разделам морфологии растений.

Надо расширить работы по органографии растений и составление соответствующих атласов как уже начатых публикацией (Ал. А. Федоров, М. Э. Кирпичников, З. Т. Артюшенко: «Атлас по описательной морфологии высших растений», БИН АН СССР), так и новых, а также составление определителей растений по плодам, семенам и вегетативным органам, что имеет не только научное, но и большое практическое значение. Перспективным следует считать также изучение процессов тератогенеза, являющихся основой создания многих сортов культурных растений и формирования ряда морфологических и других особенностей многих диких видов, особенно обитающих в крайних условиях существования.

Нужно усилить всестороннее сравнительно-морфологическое изучение вегетативных и репродуктивных органов основных филогенетических групп высших растений (мхи, папоротникообразные, голосеменные, покрытосеменные). Советские морфологи изучают в последнее время почти исключительно покрытосеменные растения и мало уделяют внимания исследованию мхов, папоротникообразных и голосеменных, в познании которых отечественная морфология растений имела в прошлом значительные достижения.

Необходимы исследования с целью цитологической характеристики тканей растений с использованием новейшей техники — световых, электронных и люминесцентных микроскопов. Для познания механизмов роста тканей растений следует изучать последние в изолированных культурах, что имеет также большое практическое значение.

Весьма важны исследования основных закономерностей эмбриональных процессов (спорогенеза, гаметогенеза, оплодотворения, эмбрио- и

---

[1] Институт цитологии АН СССР и Институт генетики и цитологии Сибирского отделения АН СССР работают почти исключительно с животными объектами.

эндоспермогенеза, апомиксиса) в «узловых» порядках и семействах растений. Нужно обратить особое внимание на разработку проблемы происхождения и эволюции основных типов эмбриогенеза растений для целей филогенетической систематики.

Следует усилить всестороннее изучение морфологии жизненных форм (экобиоморф) растений и их эволюции как в рамках определенных таксономических групп (родов, семейств), так и в пределах различных природных зон, для которых характерны те или иные биоморфы. Изучение последних не может ограничиться только органографией и анатомией их вегетативных органов, но должно включать также репродуктивную сферу, в том числе исследование эмбриологических процессов (экологическая эмбриология).

Необходима также разработка вопросов сравнительной морфологии и, в частности, сравнительной эмбриологии важнейших групп культурных растений и их диких сородичей; это имеет значение для познания путей происхождения культурных растений.

Особого внимания заслуживает организация экспериментальных исследований по морфологии растений (во всех ее разделах), позволяющих воспроизводить многие структурные особенности растений.

Для успешного проведения исследований в области анатомии и эмбриологии, сравнительной и экспериментальной морфологии необходимо шире внедрять новейшие методы исследования. Это прежде всего касается электронной микроскопии, авторадиографии, цитофотометрии, специфических цито- и гистохимических методов исследования, а также экспериментальных исследований в фитотронах.

По всем разделам морфологии растений ощущается большая необходимость в составлении соответствующих руководств на современном уровне.

В области **систематики и флористики высших растений** выше уже были отмечены значительные достижения советской ботаники, особенно в изучении систематического состава высших растений флоры СССР. Однако ряд нередко давно начатых аналогичных изданий все еще далек от полного завершения. В связи с этим следует ускорить составление и печатание уже начатых публикацией многотомных изданий, посвященных флоре отдельных районов СССР. К числу их относятся «Арктическая флора СССР» (БИН АН СССР), «Флора Кавказа» (издание, начатое А. А. Гроссгеймом; БИН АН СССР, Институт ботаники АН Грузинской ССР), «Определитель растений Средней Азии» (Институт ботаники АН Узбекской ССР), «Флора Таджикистана» (Институт ботаники АН Таджикской ССР), «Флора Армении» (Институт ботаники АН Армянской ССР), «Флора Грузии» (2-е изд., Институт ботаники АН Грузинской ССР), «Флора Забайкалья» (Гербарий Томского государственного университета), а также «Растения Центральной Азии» (БИН АН СССР); нужно пожелать также скорейшего издания предпринятой Ботаническим институтом «Флоры европейской части СССР».

Следует отметить существенный недостаток многих наших региональных «Флор», в том числе некоторых союзнореспубликанских: композиционно и по общему характеру сообщаемых сведений они копируют «Флору СССР». Во флористических изданиях, посвященных высшим растениям отдельных частей СССР, особенное внимание должно быть обращено на характеристику внутривидовой структуры (расчленение видов на более мелкие таксономические единицы, общий характер их изменчивости), на географию, экологию и фитоценологию видов (роль в растительном покрове) в пределах территории, охватываемой данным изданием.

В связи с многочисленностью в нашей стране высших и средних учебных заведений — университетов, педагогических и сельскохозяйственных институтов — и наличием целой армии сельскохозяйственных и лесных работников более или менее высокой квалификации, а также любителей природы, у нас постоянно ощущается нужда в определителях растений. Поэтому важным разделом работы систематиков и флористов является составление определителей. Следует различать три типа их: а) научные определители или, иначе, определители-конспекты флоры той или иной

территории, б) популярные определители (преимущественно для высших учебных заведений) и в) туристские определители (желательно «карманные» по формату). Конечно, все эти определители должны составляться на современном научном уровне.

Размах флористических работ у нас велик, и это весьма существенно и полезно для такой обширной и разнообразной по природным условиям страны, как СССР, многие районы которой все еще недостаточно изучены в флористическом отношении. Однако такое необходимое и в известной мере традиционное инвентаризационно-флористическое направление (изучение состава флоры тех или иных территорий) не должно быть единственным. Следует развивать и другие направления в систематике высших растений, не получившие пока у нас достаточного развития, — таксономическое (обработка родов и семейств по возможности в их полном, мировом объеме) и филогенетическое, а также то направление, которое получило на западе наименование «биосистематики». В связи с этим необходимо широкое использование в работе систематиков, помимо классического морфолого-географического метода, также других методов исследования тех или иных таксонов — эмбриологического, анатомического, цитологического (кариологического), палинологического, биохимического, экологического, генетического, а также математической обработки собранных материалов. Следует отметить, что в некоторых систематических работах у нас начинают уже применяться математические методы анализа (например, в работах Ю. Л. Меницкого о дубах Кавказа и др.).

Филогенетические исследования, дающие представление и о закономерностях макроэволюции в растительном мире, желательны на всех таксономических уровнях, от рода до групп порядков и выше. Особый интерес представляет комплексное изучение (с использованием всех методов) филогении таких групп цветковых растений, как многоплодниковые, однопокровные и пр.

Исследования по биосистематике у нас ранее довольно широко проводились во Всесоюзном институте растениеводства (М. А. Розановой, Е. Н. Синской и др.). Недостатком этих исследований являлось то, что такие работы слабо увязывались с результатами таксономического изучения соответствующих групп видов, которые являлись объектами биосистематических исследований. В настоящее время работы по биосистематике у нас развиваются совершенно недостаточно. Упомянем, что некоторые очень интересные исследования в этом направлении ведутся в Институте ботаники АН Грузинской ССР (И. И. Тумаджановым и др.), в Харьковском университете (Ю. Н. Прокудиным и его учениками), в Ботаническом институте АН СССР и некоторых других учреждениях.

В этих исследованиях должны широко применяться упомянутые выше методы, особенно кариосистематический, эмбриологический, анатомический, экологический и популяционный (генетический), требующий также проведения экспериментов — в частности, посевов и пересадок в различные местообитания изучаемых видов и внутривидовых таксонов. Только такие исследования и могут привести к пониманию сущности тех или иных видов и путей их становления, т. е. к познанию процессов микроэволюции растений. Эти исследования позволяют подойти к вопросу о типологии видов по их способам размножения и становления, что имеет значение не только само по себе, но и для понимания роли видов в растительном покрове.

Для целей систематики высших, а также и низших растений весьма желательно развивать исследования в области хемосистематики, интенсивно развивающейся в ряде зарубежных стран; поток литературы по этому разделу науки исчисляется тысячами публикаций. Для развития этих работ требуется установление теснейших контактов с фито- и биохимиками, а также применения таких методов исследования, как электроиммунофорез, дисковый электрофорез и др.

Если у нас в настоящее время имеются фундаментальные руководства по систематике высших растений, то полностью отсутствуют современные

руководства по методике исследований. В свое время М. А. Розановой была опубликована хорошая книга «Современные методы систематики растений» (1930), но эта работа уже устарела и давно сделалась библиографической редкостью.[1] Особенно остро ощущается недостаток методических руководств по биосистематике. Пока отечественные систематики будут заняты составлением оригинального труда по методике исследований, необходимо издать перевод одного из зарубежных изданий по методике систематики, а также сборник переводов отдельных работ, освещающих методы и результаты исследований по биосистематике, в развитии которой мы в настоящее время сильно отстали.

Необходимо остановиться еще на одном важном вопросе, касающемся хранения основных материалов для систематических исследований — гербарных коллекций. Находящиеся в наших гербарных хранилищах (принадлежащих разным научным учреждениям, преимущественно Академии наук СССР и союзнореспубликанским академиям) обширные коллекции растений имеют огромную научную ценность, во многих случаях представляя уже целиком исчезнувшие в живой природе популяции тех или иных видов. Необходимо в ряде случаев улучшить условия хранения этих коллекций, а также опубликовать справочник о гербарных собраниях в научных учреждениях СССР и просить Ботанический институт АН СССР осуществить это издание.

Необходимо также расширение работ в области **палеоботаники**, которая имеет весьма большое значение как одна из основ для разработки вопросов филогенеза растительного мира и для познания истории флор тех или иных частей Земли; как известно, велико значение палеоботаники и для геологии, для установления стратиграфии геологических отложений. У нас получило широкое распространение применение в палеоботанических исследованиях спорово-пыльцевого метода, а также диатомового анализа; слабее развивается палеокарпология и изучение так называемых «листовых» ископаемых флор, а также ископаемых древесин. Кадры квалифицированных палеоботаников у нас весьма малочисленны. Ощущается также нужда в современном руководстве по методике палеоботанических исследований.

Перейдем теперь к тематике по **географии растений**, основным объектом изучения которой являются, как известно, ареалы таксонов различного ранга.

В отношении изучения ареалов растений положение в последнее время у нас несколько улучшилось. Помимо некоторых «Флор» (уже целиком опубликованной «Флоры Мурманской области» или продолжающих публиковаться «Флоры Кавказа» и «Арктической флоры СССР»), в которых все приводимые виды сопровождаются точечными картами их ареалов в пределах территории, охватываемой данным изданием,[2] появилось несколько сборников и монографий с точечными картами ареалов видов. Упомянем из последних два выпуска сборника «Ареалы растений флоры СССР» (1965, 1969), опубликованные Ленинградским университетом, под редакцией А. И. Толмачева. Однако накопление необходимого фактического материала в этой области все же идет медленно. В связи с этим необходимо: 1) возобновить начатое в свое время Ботаническим институтом АН СССР издание «Ареал» [3] (о чем уже выносил решение предыдущий делегатский съезд ВБО), 2) все публикуемые «Флоры» и конспекты флор снабжать точечными картами ареалов, желательно всех видов, входящих в состав данной флоры или хотя бы наиболее интересных в том или ином отношении. Необходима публикация таких карт также в таксономических

[1] Другая книга М. А. Розановой «Экспериментальные основы систематики растений» (1946), посвященная вопросам биосистематики, также уже не отражает современного состояния наших знаний и является достоянием лишь немногих библиотек.

[2] В некоторых из публикуемых «Флор» даются точечные ареалы только отдельных видов, избранных по тем или иным основаниям.

[3] Первый выпуск сборника «Ареал (картографические материалы по истории флоры и растительности)» вышел в 1952 г. (Изд. АН СССР).

монографиях, посвященных родам или группам видов. Подобные карты, охватывающие весь ареал тех или иных таксонов, имеют особо большое значение для ботанико-географических и флорогенетических выводов.

Следует развивать также работы по географической и генетической типологии ареалов таксонов (видов, родов, семейств) и исследования динамики ареалов — их становления, развития, деградации в связи с изменяющимися условиями косной и «живой» среды и эволюцией самих растений.

Не меньшее значение имеет развитие флористической географии, т. е. географический, эколого-фитоценотический и генетический анализ целых флор, особенно связанных с территориями, имеющими естественные рубежи. Конечным результатом этих работ должно явиться выяснение истории изучаемых флор. Этим работам отечественные флористы уделяют, к сожалению, мало внимания. Из старых работ такого типа невольно вспоминается прекрасное во многих отношениях исследование С. А. Невского о флоре Кугитанга (1937), из работ последних лет — монография Б. А. Юрцева «Флора Сунтар-Хаята» (1968).

Для сравнительного анализа флор имеет большое значение установленное А. И. Толмачевым понятие о «конкретных» или элементарных флорах. Однако в трактовке этого понятия в нашей литературе имеются некоторые разногласия. Поэтому данная концепция требует дальнейшей разработки, в том числе и методической, в различных природных районах как на равнинах, так и в горах.

С удовлетворением можно отметить, что в области фитогеографии у нас начинают использоваться математические методы анализа. Мы имеем в виду в данном случае последнюю работу Л. И. Малышева (1969) о зависимости флористического богатства отдельных флор СССР от внешних условий и исторических факторов.

Перейдем теперь к вопросам **экологии растений и фитоценологии**, часто объединяемых с географией растений под одним названием геоботаники. И экология растений, и фитоценология имеют уже непосредственное отношение к изучению биосферы, так как объектом их являются растительные сообщества (фитоценология) и их компоненты (экология растений), т. е. в энергетическом отношении наиболее активная часть слоя сосредоточения жизни в биосфере.

В области экологии растений особенное значение имеет изучение экобиоморф, т. е. жизненных форм растений (высших и низших), трактуемых как известное единство морфологических структур и связанных с ними физиологических процессов. Это всестороннее изучение — морфологическое, физиологическое, биохимическое должно охватывать все фазы онтогенеза изучаемых видов, относящихся к тем или иным экобиоморфам; у цветковых растений — от процесса оплодотворения и формирования семян до старения особи. В изучении экобиоморф в нашей стране имеются заметные успехи. Многими исследователями продолжалось в последние годы изучение морфологии экобиоморф, в частности процессов побегообразования, в духе школы И. Г. Серебрякова. Как и в более ранние годы, велись разнообразные исследования ксерофитных экобиоморф (пустынных и степных растений). Опубликован коллективный труд по всестороннему изучению биологии и экологии главнейших (доминирующих) степных и отчасти пустынных растений Центрального Казахстана («Биокомплексная характеристика основных ценозообразователей растительного покрова Центрального Казахстана», 1969). Однако не все типы экобиоморф, представленных в СССР, охвачены таким изучением и далеко не всегда такое изучение является всесторонним.

Всестороннего исследования требуют и растительные сообщества, слагающие растительный покров (природный и культурный), в условиях которого проходит большая часть жизни человека.

Так, в отношении структуры растительных сообществ, помимо установления их систематического (флористического) и экобиоморфического состава, следует особое внимание уделить изучению их ценопопуляцион-

ной, синузиальной, микроценозной и консорционной [1] структуры, обязательно учитывая при этом сезонную и погодичную (флюктуационную) динамику исследуемых растительных сообществ и применяя математические методы обработки собранного материала.

С исследованием структуры растительных сообществ, ее сезонной и погодичной динамики самым тесным образом связано изучение биологической и хозяйственной продуктивности фитоценозов. Эти исследования в связи с МБП получили у нас в последние годы очень большое развитие. Однако осуществление этих работ в известной мере тормозится отсутствием стандартизованной методики исследования, что может снизить необходимую сравнимость результатов проводимых работ.

Одной из основных проблем фитоценологии является познание взаимоотношений между компонентами растительных сообществ. Для установления причинных связей здесь требуется изучение среды (почвы, нижних слоев атмосферы) и эколого-биологических свойств компонентов с использованием (как упомянуто выше), морфологических и физиологических методов и с обязательным учетом сезонной и погодичной динамики среды, компонентов растительных сообществ, а также всякого рода фитофагов из мира животных и растений. Для изучения взаимоотношений между компонентами растительных сообществ необходимо также проведение экспериментов: удаление некоторых видов или даже целых синузий из изучаемых сообществ, устранение корневой конкуренции части компонентов, изменение тем или иным способом среды и пр. Подобный подход к изучению растительных сообществ позволит установить их роль как важнейшей части биогеоценозов. Следует отметить в связи в этим очень интересные работы В. Г. Карпова (в частности, его монографию «Экспериментальная фитоценология темнохвойной тайги», 1969) и его сотрудников по изучению взаимоотношений между компонентами сообществ восточноевропейской тайги.

Наилучшие условия для изучения всех этих фитоценологических вопросов создаются, конечно, в тех случаях, когда объектом комплексного стационарного исследования являются не только фитоценозы (растительные сообщества), но и более сложные системы — биогеоценозы, частью которых являются первые. К сожалению, биогеоценологические исследования, должным образом организованные, до сих пор не получили у нас надлежащего распространения. В то же время эти исследования — наиболее верный путь изучения биологически деятельного слоя биосферы (синонимика его все время продолжает нарастать — фитогеосфера, биогеосфера или биогеоценотический покров, витасфера).

Требует большего внимания также изучение сукцессий (смен) растительных сообществ как природных, так и антропогенных. Нельзя решать вопросы рационального использования и тем более преобразования растительного покрова (лесов, природных кормовых угодий и пр.), не зная закономерностей сукцессионной динамики. Хотя в нашей стране изучались преимущественно антропогенные сукцессии, необходимо и в дальнейшем во всех природных и экономических районах страны уделять большое внимание исследованию разных форм воздействия человека на растительный покров, в некоторых случаях повышающих его хозяйственную производительность, но очень часто ведущих к его деградации или даже разрушению, что обычно приводит к дальнейшим цепным реакциям в биосфере, нарушающим ее динамическое равновесие. Природные сукцессии в растительном покрове у нас изучались совершенно недостаточно, особенно это относится к горным районам, а также к равнинным территориям с выходами на поверхность коренных пород.

Вопросы классификации растительных сообществ также требуют больших усилий для своей разработки, как и изучение и классификация разного рода сочетаний растительных сообществ. И то, и другое имеет

[1] Изучение консорций требует участия в исследованиях не только ботаников, но также микробиологов и зоологов.

и самостоятельное значение и необходимо для целей картографии растительного покрова.

В области **картографии растительного покрова** в съемочных масштабах нужна дальнейшая разработка методики съемки растительности как натурной, так и с помощью дешифрирования аэрофотоснимков. Что касается обзорной картографии растительного покрова, то основной работой здесь является скорейшее составление карты растительности СССР м. 1 : 2 500 000, требующей для своего осуществления коллективных усилий многих учреждений — Ботанического института АН СССР, институтов ботаники академий наук союзных республик, филиалов Академии наук СССР и других учреждений.

Необходимо также указать, что изучение географии и истории растительного покрова и разработка картографии последнего должны основываться на всех достижениях не только фитоценологии, но и географии растений.

Как и по другим разделам ботанической науки, в области экологических и фитоценологических исследований требуется составление и издание ряда методических руководств и пособий: а) окончание издания «Полевой геоботаники» (тт. IV и V); б) составление методического пособия по полевым эколого-физиологическим исследованиям растений (их водного режима, фотосинтеза, дыхания, минерального питания и пр.); в) подготовка специального инструктивно-методического пособия по изучению биологической и хозяйственной продуктивности разных типов растительных сообществ; только составление и издание такого пособия может создать прочную основу для получения сравнимых данных по программе МБП; г) составление инструктивно-методического пособия по методике сбора и обработки материалов для выделения и характеристики растительных ассоциаций (см. выше).

Как положительный факт следует отметить довольно широкое в последние годы использование в отдельных фитоценологических исследованиях математических (статистических) методов (работы В. И. Василевича, Б. М. Миркина, Т. Э.-А. Фрея и др.; проведение двух совещаний по вопросам применения математических методов в геоботанических исследованиях), а также кибернетический подход к трактовке сущности растительных сообществ как части биогеоценоза (работы В. Д. Александровой).

Необходимо указать еще на одну потребность советской ботаники. Наши исследователи изучают почти исключительно растения и растительный покров своей страны, а также некоторых сопредельных стран, иначе говоря, растительный мир средних и высоких широт Евроазии. Этот диапазон объектов несколько ограничивает кругозор наших ботаников. Для решения многих проблем нашей науки, как например познание филогенеза растительного мира, выяснение общих вопросов экологии, географии и истории растительного покрова Земли и т. д., требуется знание флоры и растительности, а также морфологии и экологии растений тропических стран и средних широт южного полушария. Поэтому необходимы исследования советских ботаников разной специализации в тропических и субтропических странах. К сожалению, наши ботаники почти не используют те возможности, которые имеются в нашей стране в связи с проведением океанографических работ на исследовательских кораблях в различных частях мирового океана, а в том числе и в тропической зоне. Эти суда посещают океанические острова и этим можно было бы воспользоваться для изучения их растительного мира.

В области изучения **растительных ресурсов** весьма важной является задача наиболее полного использования богатств природной флоры, а также растительного покрова в целом. Эта задача в связи с увеличением численности населения земного шара, которое по расчетам специалистов должно к 2000 году привести к «демографическому взрыву», представляется чрезвычайно серьезной в построении общей системы природопользования.

Не касаясь проблем использования лесных массивов, естественных сенокосов и пастбищ, а также акваторий морей и океанов (в исследовании которых ботаники должны принимать участие наряду со специалистами в области лесного хозяйства, луговодства, пастбищепользования и гидробиологами), отметим, что перед ботаниками-ресурсоведами (и работающими в контакте с ними химиками и растениеводами) стоит прежде всего задача мобилизации растительных ресурсов в целом и отдельных полезных растений флоры СССР, в частности.

Эта задача определяется уже оформившимися направлениями, имеющими практическое значение для медицины, промышленности и отчасти сельского хозяйства, а также для зеленого строительства городов и промышленных центров.

В области исследования лекарственных растений должны продолжаться, расширяться и совершенствоваться поиски растений, содержащих биологически активные вещества, которые могут служить источником для создания лекарственных средств, предназначаемых для лечения сердечно-сосудистых, гормональных и других опасных болезней.

Из подобного рода веществ наибольший интерес представляют алкалоиды и гликозиды, тритерпены и сесквитерпены, кумарины и фурокумарины, а также индивидуальные природные соединения иной химической природы.

Современная промышленность продолжает использовать растительное сырье в довольно широком ассортименте. Не говоря уже о древесине, составляющей основу целлюлозно-бумажного производства и используемой в строительной технике, сохраняют свое значение дубильные вещества, красящие пигменты, эфирные и отчасти жирные масла, а также смолы и камеди. Таким образом, поиски новых танидоносных, красильных, ароматических и других растений остаются актуальными на ближайшие годы.

Важной задачей должно считаться исследование таких лесных продуктов, как живица (терпентин, канифоль), хвоя (для витаминной кормовой муки), лесные плоды (ягоды, орехи), а также разнообразные грибы. Установление их запасов, объемов заготовок, а также прогнозирование урожая и возможностей их сбора представляется весьма важным делом, ибо от общей массы этих лесных богатств в народном хозяйстве используется в настоящее время лишь около 10% всей продукции. Эти исследования могут дать необходимый материал для организации комплексного лесного хозяйства.

Перспективными являются также поиски новых силосных и других кормовых растений, в особенности образующих большую зеленую массу, богатых белком и сахаром и способных расти в различных природных зонах Советского Союза. Флора СССР достаточно перспективна и в этом отношении.

Одной из серьезных задач является учет растительных ресурсов в географическом плане, что в настоящее время почти не находит себе места в работах ботаников-ресурсоведов. Эта работа тесно связана с проблемой хозяйственной продуктивности растений и могла бы рассматриваться в плане проблем биологической продуктивности вообще; она должна способствовать развитию ресурсоведческой картографии, уровень которой пока остается довольно низким. Сюда же примыкают вопросы географической локализации природных соединений, представляющие большой научный и практический интерес; подобные исследования развиваются в настоящий момент, например, в США.

Большой задачей в области ресурсоведения следует считать выяснение биохимических процессов, происходящих в растениях и ведущих к синтезу биологически активных веществ. В этом отношении интерес представляет исследование как высших, так и низших растений, продуцирующих незаменимые аминокислоты и витамины, наличие и использование которых несомненно перспективно для развития животноводства.

Важной задачей ботанического ресурсоведения является введение в культуру наиболее перспективных видов полезных растений различного

назначения, в том числе и декоративных. Для решения этой задачи должен быть использован генетический анализ интродуцируемых видов и форм, направленный на научно обоснованную (а не случайную) селекцию ценных растений. Кроме того, в работах по интродукции и первичной селекции должны найти место поиски хемотипов и хеморас, равно как и применение химических и других мутагенов.

Для достижения наибольших результатов в ресурсоведческих работах необходимо применение новых и наиболее совершенных методов исследования, позволяющих не только ускорить обработку изучаемых объектов, но также повысить уровень самих исследовательских работ. Сюда относятся различные способы хроматографии, спектроскопии, а также математический анализ поступающей информации.

Немаловажной задачей следует считать и разработку рациональной ресурсоведческой терминологии, так как «язык науки» должен быть точным и определенным.

Наконец, последней задачей, стоящей перед ресурсоведами, необходимо признать создание методических руководств для полевого и лабораторного исследования растений, сводок, справочников и учебных пособий, равно как и определителей различных частей и органов растений, встречающихся в различных видах растительного сырья и нередко служащих для его фальсификации.

Вопросы **использования и преобразования (оптимизации) растительного покрова** теснейшим образом связаны с его **охраной.** Растительный покров и отдельные виды растений являются одним из важнейших природных ресурсов, используемых человеком для разных целей. Однако значение растительного покрова для человека этим не ограничивается. Растительный покров (как созданный человеком, так и особенно естественный), как показал В. И. Вернадский (1926, 1965), выполняет основную средообразующую роль в биосфере; одни его компоненты фиксируют солнечную энергию и накапливают сложные органические вещества на поверхности Земли (автотрофные, главным образом фототрофные растения), другие разлагают отмершие остатки растений и животных (гетеротрофные растения — грибы, бактерии); он же определяет состав газов в приземном слое атмосферы, где и проходит в основном жизнь человека, создает почвенный покров, регулирует режим как поверхностных (реки, озера), так и подземных (грунтовых) вод, препятствует эрозионным и дефляционным процессам и пр. Роль животных в создании биосферы как среды жизни человека и органогенных природных ресурсов, хотя и велика, но неизмеримо менее значительна, чем растений. Биосфера и ее органогенно наиболее деятельный слой — фитогеосфера или биогеоценотический покров, или витасфера (это все синонимы), а также биогеоценозы, на которые и расчленяется этот слой, — саморегулирующиеся системы, управляемые совокупностью организменных компонентов, преимущественно растительных.

Изучение растительного покрова как ресурса (как источника древесины, кормов для сельскохозяйственных животных, ряда видов растений, ценных в том или ином отношении), а также разработка мероприятий по его оптимизации (преобразованию) для получения ценной продукции должны всячески развиваться и далее; однако не меньшее, если не большее значение имеет теперь изучение растительного покрова как одного из основных факторов создания нормальных условий жизни для человека и его производства. Последнее связано с тем, что в настоящее время воздействие человека на биосферу в целом и особенно на фитогеосферу все увеличивается и нередко сильно нарушает динамическое равновесие в этих системах.

Таким образом, необходимо всестороннее изучение функциональной роли растительного покрова в фитогеосфере и биосфере в целом, что возможно лишь при комплексном изучении экосистем (в том числе и сухопутных биогеоценозов) с участием не только ботаников разной специализации (включая микробиологов), но и зоологов различных профилей, почвоведов, климатологов, гидрологов, геоморфологов и пр. Эти исследо-

вания у нас проводятся, но до сих пор не достигли необходимого уровня. Имеющаяся сеть соответствующих стационаров не охватывает даже основные природные зоны (области), не говоря уже о природных районах (провинциях) в пределах этих зон; на большинстве стационаров отсутствуют необходимые лабораторные помещения, научное оборудование недостаточно и обычно не соответствует современному научному уровню и т. д.

Как одно из важнейших звеньев в систему мероприятий по охране природы в широком смысле входит и охрана растительного покрова. В деле охраны ботанических объектов соответствующим учреждениям и ботанической общественности следует особое внимание обратить на следующие вопросы:

а) организация рационально построенной сети заповедников и заказников, которая должна охватить все основные типы растительного покрова на равнинах и в горах СССР и большую часть природной флоры или, иначе говоря, значительную часть генофонда растительного мира СССР;

б) организация охраны редких и исчезающих по тем или иным причинам видов растений как в природной обстановке, так и в культуре в ботанических садах;

в) организация вокруг всех крупных населенных пунктов особых зон отдыха с ограниченной эксплуатацией растительного покрова и ландшафта в целом, с использованием растительности, как и других природных компонентов ландшафта, преимущественно в гигиенических и эстетических целях;

г) необходимо также усилить научно-популярную работу по пропаганде охраны природы среди широких масс населения с помощью печати, телевидения, радио, лекций и пр.; особенно необходимо усилить пропаганду бережного обращения с природой в средней и высшей школе, где она совершенно недостаточна.

Биосфера существовать без растительного покрова не может. Растительный мир, как и весь мир организмов, не мыслим без эволюционного процесса. Как хорошо показал В. И. Вернадский, характернейшей чертой органического мира является его необыкновенное разнообразие, не находящее себе аналогов в мире косных тел. Эволюционный процесс создает и поддерживает это многообразие органического мира, столь необходимое для существования биосферы — среды жизни человека. Человечество должно всеми возможными мерами сохранить это многообразие органического мира.

Проблема кадров в советской ботанике сравнительно недавно, в декабре 1966 г., являлась предметом обсуждения на объединенной сессии Научного совета АН СССР по проблеме «Биологические основы рационального использования, преобразования и охраны растительного мира» и Совета Всесоюзного ботанического общества. Мы отсылаем читателей к опубликованному основному докладу на этой сессии А. И. Толмачева «Проблема кадров в советской ботанике» и к также опубликованной резолюции сессии (см. Ботанический журнал, т. 52, в. 9, 1967).

Весьма существен также вопрос об анализе информационных потоков в нашей отечественной ботанической литературе. Есть такое определение: «Наука рассматривается как самоорганизующаяся система, управляющаяся своими информационными потоками».[1] Реферативные журналы Всесоюзного института научной и технической информации, выходящие в нашей стране, реферируют значительную часть публикуемой в СССР ботанической литературы (однако далеко не всю). Но у нас отсутствует должным образом организованное составление периодических обзоров по отдельным разделам, проблемам и вопросам ботанической науки, что еще более важно, чем реферирование отдельных монографий и статей. Обзоры, публикуемые в «Ботаническом журнале» и в других наших журналах ботанического профиля, по преимуществу случайны. Более глубоким анализом информа-

---

[1] В. В. Налимов, З. М. Мульченко. Наукометрия. М., 1969, стр. 6.

ционных потоков в области ботанической науки никто у нас не занимается. Первоочередной задачей является организация и публикация систематических обзоров литературы по важнейшим проблемам ботанической науки.

Четвертое делегатское собрание (съезд) Всесоюзного ботанического общества, как уже упоминалось выше, собралось в преддверии новой пятилетки развития народного хозяйства и культуры СССР, пятилетки, в конце которой, в 1975 году, нам предстоит принимать в нашей стране участников очередного XII Международного ботанического конгресса. Все это обязывает нас работать с максимальной энергией для всестороннего развития всех разделов ботанической науки и широкого использования ее достижений в народном хозяйстве, медицине и культуре в нашей стране. Мы уверены, что советская ботаническая наука внесет в ближайшие годы весомый вклад в мировой информационный поток познания одного из основных природных условий нашего бытия — растения и растительного покрова.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 4 XI 1969).

УДК 582.001.5

А. Л. Тахтаджян

БИОСИСТЕМАТИКА: ПРОШЛОЕ, НАСТОЯЩЕЕ И БУДУЩЕЕ[1]

A. TAKHTAJAN. BIOSYSTEMATICS: PAST, PRESENT AND FUTURE

«По отношению к прошлому будущее находится в настоящем. По отношению к будущему, настоящее находится в прошлом».
Валентин Катаев, «Трава забвения», 1967 г. стр. 164.

В первые годы триумфального прогресса молекулярной биологии, около 1955 года, некий профессор (фамилия которого не называется) советовал своим студентам: «Вам не нужно знать растения, вам нужно знать только структуру ДНК» (см. Shinners, 1969 : 167). Для того чтобы полностью оценить всю абсурдность такого совета, представьте себе, что кто-то скажет: «Вам не нужно слушать музыку, вам вполне достаточно читать ноты». Аналогия полная. В те, не столь еще отдаленные времена, казалось, что изучение генетического кода и биосинтеза белков является альфой и омегой биологии и что все остальное уже несущественно и старомодно. Но в последние годы среди самих молекулярных биологов стали раздаваться более трезвые голоса, требующие изучения всех уровней организации. Так, автор недавно переведенной на русский язык популярной книги «Нить жизни» нобелевский лауреат Джон Кендрью (1968) пишет, что «эра упрощения кончилась». Он считает, что теперь пришла пора «двигаться вверх вдоль иерархии биологической организации». Как хорошо сказал физик Р. Фейнман (1968), «неразумно, когда те, кто изучает мир на одном конце иерархической лестницы, без должного уважения относятся к тем, кто делает это на другом конце». А другой конец — это познание экосистем и биосферы в целом, изучение систематических групп организмов и их эволюции.

В связи с быстрым развитием техносферы перед человечеством возникли новые задачи, причем задачи глобальные, общепланетарные, а не только чисто региональные. Речь идет о сохранении необходимого равновесия в биосфере, обеспечивающего ее стабильность. Стабильность, гомеостатичность биосферы и составляющих ее экосистем возникла в результате длительной эволюции. Она основана на исторически сбалансированном многообразии форм жизни, образующих сложные функциональные системы (экосистемы), включающие сообщества организмов и среду их обитания. Уменьшение этого многообразия, а тем более сведение его к монобиотическим системам, чревато катастрофическими результатами. Необходимость сохранения оптимального баланса между техносферой и биосферой и сохранения самой биосферы поставила перед биологией и смежными науками задачу глубокого и разностороннего изучения экосистем. Поэтому исследование экосистем стало одной из практически наиболее важных

[1] Расширенное изложение доклада на 4-м съезде Всесоюзного ботанического общества в Тбилиси 7 октября 1969 г.

задач, стоящих перед современной наукой. От успешного решения этих задач зависит судьба самого человечества.

Задача изучения экосистем сделала экологию растений одной из важнейших биологических наук нашего времени. Вместе с тем, как правильно отмечают авторы популярной книги «Биосфера и место в ней человека» (Дювиньо и Танг, 1968 : 227), «Экология способствует возбуждению живого интереса к таксономическим проблемам». Это и естественно, так как исследование экосистем требует систематического изучения их компонентов на всех таксономических уровнях. Для этих целей наиболее важны исследования в тех областях, которые объединяются под названием «биосистематики».

Биосистематика возникла в 40-х годах XX в. на стыке нескольких наук, главным образом собственно систематики, сравнительной морфологии, экологии, репродуктивной биологии, цитологии, генетики, генэкологии и фитогеографии. Она возникла как синтетическая, междисциплинарная наука, интегрально сочетающая различные подходы к структуре и эволюции вида. Биосистематика изучает таксономическую и популяционную структуру вида, его морфолого-географическую, экологическую и генетическую дифференциацию, происхождение (мутационные и гибридизационные процессы) и эволюцию. Она оперирует не только собственно таксономическими категориями, как например вид и подвид, но и категориями генэкологическими и популяционно-генетическими — такими, как экотип и популяция. Тем самым, задачи биосистематики, несмотря на ее название, выходят за рамки собственно систематики.

Развитие генэкологии

Одной из основных составных частей биосистематики является генэкология, история которой начинается с пионерских работ Турессона (Turesson, 1922а, 1922б, 1923, 1925, 1930), Клаусена (Clausen, 1921—1922) и их последователей, посвященных экологической и генетической дифференциации вида. Новое направление, названное Турессоном (Turesson, 1923) генэкологией, рассматривалось как ветвь экологии. Работы Турессона сочетают экологический, генетический и таксономический подход к внутривидовой изменчивости. Вид рассматривается им как «генетически сложная община (community), распространение и состав которой детерминируются главным образом экологическими факторами и генотипической конституцией индивидов. . .» (Turesson, 1923). Применявшиеся Турессоном методы статистического изучения популяций путем взятия соответствующих выборок и метода пересадки и культивирования в стандартных условиях привели его к выводу, что вид, как правило, представляет собой мозаику популяций. Множество генетически различаемых популяций, из которых состоит линнеевский вид, группируются в природе в различные типы — экотипы, приуроченные каждый к определенному типу местообитания (Turresson, 1922б). Таким образом, Турессон вводит понятие экотипа, которому суждено будет играть столь большую роль в дальнейшем развитии генэкологии. Последователями Турессона понятие экотипа расчленяется и вводится ряд новых понятий (см., в частности, Du Rietz, 1930; Синская 1928, 1931, 1948; Розанова 1928—1929а, 1946а, 1946б).

С момента своего возникновения генэкологический метод получает довольно широкое распространение. В СССР генэкологические исследования развиваются главным образом во Всесоюзном институте растениеводства в годы, когда его руководителем был Н. И. Вавилов (работы Е. Н. Синской и ее сотрудников), и на Петергофской биологической станции Ленинградского университета (работы М. А. Розановой и ее сотрудников). Эти работы обобщены в книге Розановой «Экспериментальные основы систематики растений» (1946б) и в книге Синской «Динамика вида» (1948).[1]

[1] К сожалению, генетический аспект генэкологии нашел очень слабое отражение в книге Е. Н. Синской, которая по своим интересам была вообще довольно далека от генетики.

Исследования ленинградских генэкологов оказали в свою очередь заметное влияние на западную генэкологию, особенно на группу Грегора. К сожалению после 1948 г. генэкологические исследования в нашей стране почти прекратились и их продолжали вести лишь немногие. Они вновь возрождаются уже в последние годы.

Начиная с работ Грегора и его сотрудников (Gregor a. Sansome, 1927, 1930; Gregor, 1931, 1938, 1939), генэкологические исследования довольно интенсивно продолжались прежде всего на Британских островах. Эти работы велись главным образом с *Plantago maritima* L. При этом, наряду с понятием экотипа, которому Грегор уделяет в своих работах большое внимание (см. Грегор, 1945), он широко пользуется также понятием «клины» (cline), введенным зоологом Дж. Хаксли (Huxley, 1938) в качестве вспомогательного «таксономического» понятия. Грегор использует следующие генэкологические понятия, которые мы считаем нелишним привести ниже вместе с данными им определениями: «*Клина*, любая градация измеримых признаков. *Топоклина*, клина, следующая географическому градиенту. *Экоклина*, клина, явственно коррелированная с наблюдаемым экологическим градиентом. *Топотип*, популяция, приуроченная к данной географической области, обладающая признаками, отличающими ее от популяций в других областях. . . *Экотип*, определенная область экоклина» (Gregor, 1939 : 321).

Большое значение имели также работы английского ботаника Таррила (Turrill, 1938, 1946, 1958) и его прекрасная, совместная с Мерсден-Джонсом, работа о британских васильках (Marsden-Jones a. Turrill, 1954), исследования Валентайна (Valentine, 1941, 1948, 1949, 1962, 1966), Хислоп-Харрисона (1952, 1953, 1958, 1959), работы Брэдшоу (Bradshaw, 1959, 1960) по популяционной дифференциации у *Agrostis tenuis* Sibth., работы Гилмора и других по генэкологической терминологии (Gilmour a. Gregor, 1939; Gilmour a. Heslop-Harrison, 1954; Gilmour, 1967), а также два превосходных обзора по генэкологии (Heslop-Harrison, 1964; Briggs a. Walters, 1969).

В США наибольшее значение в развитии генэкологии имели классические работы одного из пионеров этого направления Клаусена. Вместе со своей группой он организовал (по линии Института Карнеги) эти работы в Калифорнии (Clausen и др., 1940, 1948; Clausen a. Hissey, 1958). Так, например, они изучали вдоль трансекты через центральную Калифорнию внутривидовую изменчивость *Achillea millefolium* L. s. l. (Clausen и др., 1940). Они различают в этом комплексе 11 различных климатических рас, 4 из которых относятся к гексаплоидной *A. borealis* Bong., а остальные к тетраплоидной *A. lanulosa* Nutt. Но в то время как для Грегора экотип есть не более чем произвольный отрезок экоклина, климатическая раса у *Achillea* рассматривается Клаусеном с сотрудниками как определенная единица, отличная от других единиц. В 1967 г. Клаусен (Clausen, 1967 : 271) дает следующее определение экотипа: «Экотип или экологическая раса есть основная биологическая единица. Каждый экотип есть собрание локальных популяций, приспособленных к особой климатической или эдафической зоне».

Следует заметить, что генэкологические категории — экотип и клину нельзя рассматривать как классификационные единицы, что иногда делают. Эта тенденция была еще у Турессона и она проявилась и у других генэкологов, в частности у группы Клаусена. Клина есть определенное направление географической изменчивости признаков, но не группа изолированных популяций и поэтому она не может рассматриваться как таксономическое понятие. Экотип есть понятие менее абстрактное, это именно группа популяций или иногда даже одна популяция. И тем не менее экотип также не является понятием таксономическим и нам не следует говорить об oecotypus campestris, oecotypus arenarius, oecotypus salinus или oecotypus alpinus, как это делает Турессон (Turesson, 1925). В тех же случаях, когда экотип таксономически соответствует подвиду или виду, мы должны вводить в классификацию эти таксономические категории,

а не категории генэкологии. Другими словами, хотя генэкология и дает ценный материал для классификации, но сама она не классифицирует. Генэкология изучает генетическую и экологическую конституцию вида, но таксономическая структура вида лежит за ее рамками. Против смешения генэкологии с внутривидовой систематикой выступает также Хислоп-Харрисон (Heslop-Harrison, 1964 : 237).

Развитие цитосистематики

В начале 30-х годов начинается широкое цитосистематическое, цитогеографическое и цитогенетическое изучения вида. В нашей стране применение сравнительной кариологии к систематике растений начинается с работ Л. Н. Делоне (1915, 1922), которого можно считать одним из пионеров ботанической цитосистематики. Затем следует ряд работ Г. А. Левитского (1927, 1931, и др.), И. Н. Свешниковой (1927, 1941), М. С. Навашина (1928, 1934), Н. Т. Кахидзе (Kachidze, 1929), Н. П. Авдулова (1931), В. П. Чехова (1931, 1932, 1935), М. В. Сеняниновой-Корчагиной (1932), О. С. Стрелковой (1938б) и других. Исследования по цитосистематике начинают приобретать широкий размах. Начинаются также работы по цитогеографии, особенно по географическому распространению полиплоидов (Соколовская, 1937; Соколовская и Стрелкова, 1938, 1939, 1940, 1941; Стрелкова, 1938а). В 1948 г. эти исследования прекращаются, чтобы с новой силой возродиться в наши дни.

Русские работы по цитосистематике, основанные на блестящих исследованиях С. Г. Навашина, Л. Н. Делоне, Г. А. Левитского, М. С. Навашина и их учеников по морфологии хромосом, оказали большое влияние на развитие сравнительной кариологии и цитосистематики в Европе, США, Японии и Индии. Мощный толчок дальнейшему развитию цитосистематики на Западе дали, в частности, работы английского цитолога и цитогенетика Сирилла Дарлингтона и его школы, ряд превосходных исследований японских ботаников, работы американского ботаника Бэбкока и его учеников по роду *Crepis* (см. особенно Babcock, 1936, 1942, 1947) и книга Стеббинса «Изменчивость и эволюция у растений» (Stebbins, 1950), содержащая прекрасно написанные главы по кариологии и цитогенетике. Данные кариологии используются как для решения вопросов систематики на всех таксономических уровнях, так и в биосистематических исследованиях. Для биосистематики особое значение приобретает изучение полиплоидии, в частности географического его аспекта (см. обзоры: Ehrendorfer, 196 и Favarger, 1967).

В последнее время особое значение приобрели цитосистематические (а также цитогенетические) исследования для исторической флористики, т. е. для изучения истории флоры.[1] Образцом такого исследования является работа Стеббинса и Мэйджора (Stebbins a. Major, 1965) об эндемизме и видообразовании в Калифорнийской флоре. К сожалению, это направление не получило еще достаточного развития, но уже теперь ясно, что одним из основных методов исторической флористики близкого будущего будет детальное цитосистематическое и цитогенетическое изучение эндемичных форм.

Наряду с классическим сравнительно-кариологическим методом, основанном на изучении числа и морфологии митотических хромосом, все чаще изучается также поведение хромосом в мейозе, что дает возможность устанавливать частоту хиазм и хромосомные перестройки (нехватки, или делеции, дупликации, инверсии и транслокации) в популяциях. Это весьма плодотворное цитогенетическое направление в биосистематике успешно развивается во многих странах. Удачными объектами для подобных исследований оказались, в частности, виды таких родов, как *Paeonia*, *Oen*

---

[1] В нашей ботанической литературе получил довольно широкое распространени термин «флорогенетика», Термин этот вдвойне неудачен — он гибридный (сочетани латинских и греческих слов) и неправилен по смыслу («генетика» флоры!).

thera, *Clarkia*, *Campanula*, *Crepis*, *Fritillaria*, *Paris*, *Trillium*, *Tradescantia*, *Rhoeo*, *Bromus* и многие представители трибы *Triticeae*.

Цитогенетические исследования, особенно на популяционном уровне, представляют значительный шаг вперед по сравнению с чисто морфологическим изучением кариотипа. В связи с этим нужно сказать несколько слов о самом понятии кариотипа. С современной точки зрения оно имеет чисто фенотипический смысл. Так как кариотип представляет собой совокупность признаков, характеризующих внешнюю морфологию хромосом, наблюдаемых в митотической метафазе, но не их внутреннюю молекулярную структуру, то он несомненно является элементом фенотипа, а не генотипа. Кариосистематика имеет дело в сущности лишь с вместилищем и носителем генов, но не с самим генетическим материалом, не с ДНК. Как известно, даже при извлечении из хромосом ДНК благодаря оставшемуся белку они сохраняют свою внешнюю структуру (см. Фрей-Вислинг и Мюлеталер, 1968). Если структуры ДНК, заключающие в себе генетическую информацию, мы сравним с книгами, то хромосомы можно было бы сравнить с книжными шкафами. Конечно, аналогия здесь не полная, так как число, форма и размеры хромосом имеют определенное значение для частоты хиазм и рекомбинаций, и тем самым хромосомы представляют собой нечто большее, чем «контейнер» ДНК. И все же изучая морфологию хромосомы, мы остаемся в рамках фенотипа. И лишь когда мы переходим от морфологии хромосом к изучению структуры самого генетического материала, мы переступаем границу между фенотипом и генотипом. Поэтому наряду с кариологией столь важны цитогенетические и генетические методы исследования.

В последние годы начались интересные работы по изучению количества ДНК в ядре с помощью цитофотометрических методов. Исследуются целые роды и группы близких видов. Как оказалось, различия в количестве ДНК часто велики, даже между близкими видами, например между *Lolium temulentum* L. и *L. perenne* L., дающими при скрещивании сравнительно фертильное потомство (Rees a. Jones, 1967). Количество же ДНК у *Vicia faba* L. в 7 раз больше, чем у *V. sativa* L. (Rees и др., 1966), что объясняют политенией. Интересно при этом, что различия в количестве ДНК в ядре могут быть независимы от числа хромосом. Любопытно также, что при удвоении числа хромосом сам генетический материал в процессе дальнейшей эволюции не обязательно остается в двойном количестве. Не менее интересно, что по имеющимся данным тропические растения обычно характеризуются меньшим количеством ДНК в ядре (а также менее крупными хромосомами), чем растения умеренного климата. Эти исследования при сопоставлении их со сравнительно-кариологическими данными могут дать ценный материал для биосистематики.

Зарождение биосистематики как синтетической дисциплины

Зарождение биосистематики тесно связано с возникновением современной синтетической теории эволюции, заложенной главным образом трудами С. С. Четверикова, Р. Фишера, С. Райта, Дж. Холдейна, Ф. Г. Добржанского, Б. Ренша, Дж. Хаксли, И. И. Шмальгаузена, Н. В. Тимофеева-Рессовского, Н. П. Дубинина, Э. Майра, Л. Стеббинса, Дж. Симпсона и Е. Форда. Мощным толчком к зарождению биосистематики послужил выход в свет знаменитого сборника статей «Новая систематика» под редакцией Хаксли (Huxley, 1940). Большинство ортодоксальных систематиков встретило эту книгу без энтузиазма, а само название «Новая систематика» при противопоставлении ее «старой» вызвало у многих раздражение. В действительности нужно было говорить не столько о «новой» систематике, сколько о новом направлении в систематике, которая на протяжении всей своей истории постоянно обновлялась и обогащалась как новыми методами исследований, так и новыми идеями и концепциями. Тем не менее в 30-х и 40-х годах XX в. в систематике начались столь глубокие изменения, что можно было с полным основанием говорить о существенно новом этапе ее развития. Этот новый этап характеризуется, по

словам Майра (1947 : 33), прежде всего тем, что «новый систематик имеет тенденцию подходить к своему материалу в большей степени как биолог и в меньшей — как музейный каталогизатор. Он проявляет более глубокий интерес к обобщающим формулировкам, пытается синтезировать и смотреть на описание и наименование вида лишь как на предварительный этап далеко идущих исследований». Такая «биологизация» систематики требует уже иной и значительно более высокой подготовки самих систематиков. Если раньше можно было заниматься систематикой даже без специальной биологической подготовки и среди систематиков было немало любителей, то теперь уже требуется серьезное чисто профессиональное знание ряда современных биологических дисциплин. «Современная систематика особенно тесно соприкасается с двумя науками: популяционной генетикой и экологией. Хорошее знакомство с этими областями биологии представляет собой одно из обязательных условий подготовки систематика» (Майр и др., 1956 : 32). К этому можно было бы прибавить также необходимость знакомства с цитологией, биологией размножения, биогеографией, с количественными методами обработки материала и пр.

Для ассимиляции новых идей зоологическая систематика была подготовлена значительно лучше, чем ботаническая. Поэтому уже в 30-х годах в зоологии появляется ряд систематических монографий, проникнутых новыми идеями, а в 1942 г. выходит классическая книга Эрнста Майра «Систематика и происхождение видов с точки зрения зоолога» (русский перевод см. Майр, 1947) [1], сыгравшая решающую роль в дальнейшем развитии зоологической систематики. В зоологии типологический подход к виду постепенно заменяется популяционным и новые идеи глубоко проникают в систематику животных. В ботанике положение было несколько иное. В то время как школа Н. И. Вавилова (и в том числе М. А. Розанова) и многие западные ботаники генэкологического или цитосистематического направления с энтузиазмом отнеслись к новым идеям, большинство так называемых «ортодоксальных систематиков» реагировало на них скорее отрицательно. Так, школа В. Л. Комарова, далекая от генетики и цитологии, отнеслась к генэкологии и к зарождению биосистематики отрицательно. Ведущий теоретик комаровской школы С. В. Юзепчук неоднократно выступал против новых идей, иронически отзываясь о работах Розановой и Синской и о школе Н. И. Вавилова вообще, что, к сожалению, оказало большое влияние на целое поколение систематиков в нашей стране.

В 1943 г. в статье двух американских ботаников-систематиков Кэмпа и Гилли «Структура и происхождение видов» (Camp a. Gilly, 1943 : 327) новая ботаническая дисциплина получает название «Biosystematy» (позднее ее стали называть «Biosystematics»). Биосистематика Кэмпа и Гилли интегрально включает в себя генэкологию и экспериментальную систематику Турессона, Грегора и Клаусена, цитосистематику, популяционную генетику и биогеографию, используя данные этих дисциплин для анализа структуры вида.

Ко времени IX Международного ботанического конгресса, состоявшегося в августе 1959 г. в Монреале (Канада), биосистематика получила столь широкое развитие, что было предложено создать специальный комитет для рассмотрения терминологии и близких проблем в области систематики. В 1960 г. Совет Международной ассоциации таксономистов растений учредил такой комитет, который вскоре перерос в Международную организацию биосистематиков растений, соподчиненную МОТР (IAPT). Как сказано в статье 2-й устава этой организации, «биосистематика понимается в широком смысле, включая такие области, как экспериментальная таксономия, генэкология, цитотаксономия, хемотаксономия, микроэволюционные исследования и видообразование во всех группах раститель-

[1] На русский язык в 1956 г. была переведена также книга Майра, Линсли и Юзингера «Методы и принципы зоологической систематики», в которой ботаник-систематик также найдет для себя много интересного и полезного.

ного мира» (см. Taxon, 1965, 2 : 48). При таком широком понимании биосистематики становится очевидно, что многие биосистематические исследования не имеют прямого и непосредственного отношения к таксономии, но направлены скорее на изучение механизма эволюции популяций. Но совершенно очевидно также, что без таких исследований систематик не может понять структуру вида и его эволюцию во времени и в пространстве.

Таким образом, биосистематика в современном ее понимании представляет собой сложное сплетение разных научных дисциплин, начиная от фитогеографии и экологии и кончая кариологией, генетикой и биохимией. Поэтому она представляет собой скорее сложный междисциплинарный комплекс, чем отдельную научную дисциплину — явление очень характерное для современного этапа развития науки. Это гибридный комплекс, которому трудно придумать подходящее название. Современная биосистематика гораздо шире, чем внутривидовая систематика, так как ее задачи выходят далеко за пределы систематики, а часто имеют лишь косвенное к ней отношение. В одних случаях это действительно внутривидовая систематика с применением современных методов, в других же — это изучение микроэволюции, основанное на популяционной генетике, а в третьих — это сравнительная кариология и цитогенетика.

Некоторые авторы отождествляют генэкологию с биосистематикой, что, однако, неверно. Генэкология изучает внутривидовую изменчивость растений (популяционную структуру вида и генетическую структуру самих популяций) в связи с условиями их произрастания и является, таким образом, одним из основных разделов биосистематики. Однако предмет биосистематики шире, чем предмет генэкологии, так как включает также многие другие вопросы, в том числе изучение таксономической структуры вида, его происхождение и эволюцию, историю расселения и пр. Нередко биосистематику отождествляют также с экспериментальной систематикой, что неверно, так как экспериментальная систематика, с одной стороны, уже, чем биосистематика, а с другой стороны, шире (она изучает также надвидовые таксоны, особенно в последние годы в связи с развитием биохимической систематики). Нельзя считать синонимами биосистематики также названия «дифференциальная систематика» (Вавилов, 1926), «аналитическая систематика» (Розанова, 1928—1929) или «микросистематика» (Завадский, 1968). Название «биосистематика» нельзя признать удачным (ведь обычная систематика также является биологической наукой), но она получила столь широкое распространение, что теперь уже очень трудно заменить его другим названием. Было предложено также название «гknomия»

Категории биосистематики

Биосистематика оперирует одновременно категориями как таксономическими, так и генэкологическими. Она пользуется тремя таксономическими категориями — вид, полувид (признаваемый немногими) и подвид (признаваемый большинством). Полувид (semispecies) занимает промежуточное положение между подвидом и видом и характеризуется тем, что он не достиг еще полной репродуктивной изоляции и способен в большей или меньшей степени гибридизировать (см. Mayr, 1963 : 118, 501; Майр, 1968). Грант (Grant, 1963 : 306) считает, что признание категории полувида может во многих случаях оказаться полезным и приводит в качестве примера некоторые виды рода *Gilia* (стр. 334). Полувид признается также и некоторыми другими ботаниками (Heywood, 1963 : 34; Davis a. Heywood, 1963 : 448; Завадский, 1968 : 219, и др.). Что касается категории подвида (географической расы), то хотя ее применение нередко связано со значительными трудностями, она довольно широко вошла в употребление. Основная трудность, связанная с категорией подвида, заключается в том, что «чем лучше известна географическая изменчивость вида, тем труднее становится разграничивать подвиды и тем очевиднее становится, что мно-

гие такие разграничения совершенно произвольны» (Mayr, 1963 : 348; Майр, 1968). Особенно трудно установление подвидов в тех случаях, когда соседние популяции связаны непрерывной (клинальной) изменчивостью признаков, что давало иногда повод для отрицания реальности подвида. Но как правильно указывает К. М. Завадский (1968 : 230), «наличие непрерывных изменений по одному или нескольким признакам не исключает прерывистого характера различий по другим признакам. Отличия между расами должны устанавливаться на основе изучения целых корреляционных систем». Категория подвида служит для классификации популяций географически изменчивого вида[1] и является, таким образом, категорией чисто таксономической и ни в коем случае не может считаться «единицей эволюции» (см. Mayr, 1963 : 348—350; Майр, 1968). Категории полувида и подвида применимы только к амфимиктическим видам. Что же касается понятий «разновидности» (varietas) и формы (forma), то их нужно считать полностью устаревшими и лишенными смысла, как таксономического, так и генэкологического (критику понятия «разновидности» см: Simpson, 1961 : 178; Mayr, 1963 : 358; Майр, 1968; Завадский, 1968 : 215).

Генэкологические категории отличаются от таксономических уже тем, что служат для других целей. Элементарной генэкологической категорией и в то же время элементарной единицей эволюции является локальная популяция, которую мы вслед за Хаксли (Huxley, 1942), Райтом (Wright, 1955), Симпсоном (Simpson, 1961), Майром (Mayr, 1963; Майр, 1968) и Лернером (Lerner, 1968) называем демом (deme, от греч. demos — народ).[2] У амфимиктических видов это будет гамодем, у клональных агамодем. Более узкое значение имеют такие понятия, как экодем (локальная популяция, произрастающая в специфических эдафических условиях), генодем (локальная популяция, отличающаяся генетически от остальных популяций) и цитодем (локальная популяция, отличающаяся от остальных популяций кариологически).[3] Остальные же «демовые» понятия, как например «генэкодем», «гологамодем» или «ценогамодем» неприемлемы, так как противоречат сформулированному Хаксли пониманию дема как локальной (и только локальной) популяции.

Следующей важной генэкологической категорией является экотип («генэкодем», по «демовой» терминологии). По первоначальному определению Турессона (Turesson, 1922a), экотип есть продукт, возникающий в результате генотипической реакции вида на определенное местообитание. Несколько улучшенное определение дает группа Грегора (Gregor, Davey a. Lang, 1936). По их определению экотип есть популяция, отличающаяся морфологическими и физиологическими признаками, чаще всего количественного характера, и интерфертильная с другими экотипами данного «эковида», но предохраняемая от свободного обмена генами экологическими барьерами. Полезно различать три основных вида экотипа: климатический экотип (Turesson, 1925), эдафический экотип (Синская, 1928, 1931) и биотический (ценотический) экотип (Синская, 1928, 1931).

---

[1] Из самого определения понятия подвид вытекает невозможность установления подвидов на основании изучения немногих экземпляров данного вида, как это иногда, к сожалению, практикуется. Установление подвидов требует изучения достаточного числа выборок популяций из достаточного числа пунктов ареала вида. «Для того чтобы признать подвид, требуется просмотреть гораздо больший материал, чем его нужно для описания хорошего вида», — пишет Майр (1942 : 174).

[2] Первоначально этот термин был предложен для обозначения «одной или большего числа популяций данного таксона» (Gilmour a. Gregor, 1939) и таким образом был в сущности простым синонимом термина популяция в его общем значении. Некоторые ботаники категорически настаивают на сохранении первоначального значения термина (см. Davis a. Heywood, 1963 : 412; Briggs a. Walters, 1969 : 120). Однако сформулированное Джулианом Хаксли новое определение дема как локальной популяции, принятое рядом наиболее выдающихся эволюционистов, столь прочно входит в эволюционную литературу, что возврат к первоначальному определению, данному Гилмором и Грегором, фактически исключается.

[3] В ряде случаев может быть полезен также предложенный Мюнцингом термин «цитотип», служащий для обозначения «хромосомной расы» одного вида. Термином цитотип удобно пользоваться в тех случаях, когда речь идет о группе сходных цитодемов.

Что касается таких терминов, как эковид (ecospecies) и ценовид (coenospecies, или в американском написании cenospecies), то они страдают неопределенностью и в лучшем случае дублируют существующие таксономические категории (линнеевский вид и внутриродовые подразделения вплоть до рода) и поэтому излишни. Как правильно отметил Майр (Mayr, 1963 : 358; Майр, 1968), быть может это не просто совпадение, что все предложения по двойной терминологии были сделаны ботаниками, так как традиция морфологического определения вида была значительно сильнее в ботанике, чем в зоологии. Поэтому зоолог вполне обходится без такого «терминологического дуализма» и термин «вид» одинаково хорошо служит ему как для чисто таксономических, так и эволюционных исследований. Но далее Майр признает, что на внутривидовом уровне небольшой дуализм неизбежен. Мне, однако, представляется, что дуализма нужно избегать полностью. Таксономические и генэкологические категории нигде не должны перекрываться и эти две системы категорий должны лишь взаимно дополнять друг друга.

Таким образом, мы приходим к выводу, что биосистематика должна пользоваться двумя комплементарными системами категорий — генэкологической и таксономической, избегая при этом дублирования и перекрывания понятий и терминов. В противном случае она окажется в таких терминологических джунглях, из которых трудно будет выбраться.

Задачи и перспективы

Биосистематика переживает в настоящее время период бурного роста, и нет сомнений в том, что еще долгое время кривая ее развития будет носить экспоненциальный характер. Все чаще организуются симпозиумы по биосистематике, и на состоявшемся в прошлом году XI Международном ботаническом конгрессе их было несколько. Все больше издается работ по биосистематике, а число лабораторий, разрабатывающих биосистематику в целом или некоторые ее разделы, непрерывно возрастает. И хотя до «информационного кризиса» в биосистематике еще далеко, но уже становится все труднее и труднее охватить все аспекты ее развития.

Биосистематика — дисциплина синтетическая. Она изучает объект с очень многих и разных точек зрения и использует самые разнообразные методы исследования. Задачи ее многогранны. Нам представляется, что в идеале биосистематическое исследование должно удовлетворять следующим требованиям и вестись в следующих основных направлениях.

1. Биосистематика требует прежде всего сборов массового материала и строгой его документации. Поэтому она нуждается в соответствующем расширении гербарной сети и в улучшении и модернизации существующих гербариев. Ни одна биосистематическая публикация и в том числе ни одна публикация кариологических данных не может считаться полноценной, если основные и важнейшие из изученных экземпляров (voucher specimens) не засушены и не сданы для хранения в гербарий и если в публикации точно не указаны эти экземпляры, место их сбора, фамилия коллектора и номер и название гербария, в котором они хранятся. Публикации, не отвечающие этому элементарному требованию, могут с полным основанием рассматриваться как неполноценные. С другой стороны, биосистематическая работа требует изучения изменчивости, в частности клинальной, что требует сборов из многих местонахождений. Если биосистематические исследования не будут связаны с изучением коллекций в больших гербариях, в частности типового материала, то это неизбежно скажется (и часто сказывается) на качестве этих работ. А это в свою очередь требует расширения гербарных помещений, их улучшения, строительства новых гербариев, отвечающих современным требованиям гербарной архитектуры, и научной организации всей гербарной работы.

2. Массовый материал нельзя успешно изучить без применения математических («нумерических») методов и без использования компьютеров. За последние годы в этом отношении имеются очень заметные успехи

(см. Sneath, 1969). Опубликован также целый ряд работ в нашей стране, из которых наиболее значительными являются работы Ю. Л. Меницкого (1966а, 1966б, 1968), с большим успехом применившего современные математические методы к систематике кавказских дубов, причем он внес новое и в сами методы. Его исследования велись на популяционном уровне и в значительной степени носят биосистематический характер. Применение математических методов в биосистематике, по-видимому, даже более перспективно, чем в собственно систематике, где радужные надежды на всемогущество и полную «объективность» «нумерической таксономии» не вполне оправдываются.

3. Одно из важнейших мест в работе биосистематика занимает полевое исследование. Оно сводится как к экологическому изучению растений на месте, наблюдению над биологией опыления, изменчивостью и т. д., так и к взятию проб, или выборок, из популяций. Взятие выборки является одним из важнейших этапов работы. Как известно, «выборка, идеально представляющая популяцию, должна быть однородна, достаточно многочисленна и собрана без выбора» (Simpson a. Roe, 1939, — цит. по: Майр и др., 1956 : 154).

4. Очень важным этапом биосистематического исследования является выращивание растений соответствующих выборок из различных популяций в стандартных условиях как в открытом грунте, так особенно в контролируемых камерах (см. работы группы Клаусена и группы Грегора). Наличие фитотрона является необходимым условием биосистематических исследований на современном уровне. Фитотрон дает возможность провести надежные сравнительно-морфологические, сравнительно-биохимические и физиологические исследования материала, выращенного в совершенно одинаковых условиях.

5. Биосистематическое исследование требует разностороннего морфологического изучения репродуктивных и вегетативных органов с применением различных современных методов. Важно, в частности, изучение анатомии устьичного аппарата, морфологии оболочки микроспор, анатомии перикарпия и спермодермы. Все возрастающую роль будет играть при этом стереоскан, или сканирующий электронный микроскоп. Его применение становится все более необходимым во многих областях структурной и систематической ботаники.

6. Большое значение начинают приобретать хемотаксономические и серологические методы в биосистематике. На популяционном уровне полезна микромолекулярная хемотаксономия. Отличные результаты дает уже хроматография, в частности бумажная, причем оказалось возможным использовать для этого не только свежий материал, но даже гербарный столетней давности. Очень важные результаты получены, в частности, при хроматографическом анализе гибридов. В биосистематике начинают успешно применяться также серологические методы, электрофорез и определение последовательности аминокислот, причем для последней цели начинают использовать электронные компьютеры (см. обзоры: Fairbrothers, 1968; Vaughan, 1968; Turner, 1969).

7. Одной из центральных задач биосистематического исследования является изучение кариотипа. Если биосистематик может нередко обойтись без данных анатомии или физиологии, то кариологическое изучение объекта является conditio sine qua non любого биосистематического исследования (см. обзоры: Ehrendorfer, 1964; Moore, 1968; Lewis, 1969). При этом опыт многих исследователей показывает, что нельзя довольствоваться изучением кариотипа немногих экземпляров из одного только места. Для изучения изменчивости кариотипа необходимо цитологическое исследование растений из разных популяций и из разных частей ареала данного таксона. Кариологические исследования (большей частью подсчет хромосом) ведутся в настоящее время очень широко и во многих странах, но чаще всего они не связаны с биосистематикой. Для биосистематика изучение кариотипа (при этом не только числа, но по возможности и тонкой морфологии хромосом и их внутривидового структурного поли-

морфизма) является интегральной частью его работы, тесно связанной, в частности, с фитогеографическим аспектом, не говоря об эволюционном. Цитогеографические исследования являются одним из важнейших элементов биосистематики (см., например, Lewis, Oliver a. Sud, 1967, или Smith, 1968). Большое значение для биосистематики должны приобрести количественные методы анализа кариотипа и использование компьютеров для построения кариограмм, применяемые в настоящее время главным образом для цитогенетики человека.

8. Изучение мейоза и поведения хромосом в мейозе позволяет подойти к цитогенетическому исследованию объекта. Это дает возможность выявлять структурные изменения хромосом в природных популяциях, особенно транслокаций и инверсий. Число таких исследований с каждым днем возрастает и они обещают дать очень много для понимания микроэволюционных процессов в природных популяциях, а следовательно и для исторической флористики (см. особенно работы группы Стеббинса, а также работы японских исследователей).

9. Чрезвычайно важным элементом биосистематических работ является изучение репродуктивной биологии. Сюда входит изучение различных систем несовместимости, механизма и экологии опыления, биологии распространения плодов и семян, биологии прорастания семян (в том числе периода покоя), сравнительной репродуктивной способности разных популяций и, в частности, разных цитодемов и пр. Особое значение приобретает изучение апомиксиса, в частности эмбриологическое исследование апомиктов. К сожалению, репродуктивная биология для целей биосистематики изучается далеко не столь интенсивно, как цитотаксономия, но в последнее время она начинает привлекать все возрастающее внимание (см. Hawkes, 1966; Ornbuff, 1969).

10. Большое значение в биосистематике приобретает искусственное скрещивание, как внутри-, так и межвидовое. Таким образом, устанавливается степень фертильности и, следовательно, степень родства между изучаемыми популяциями, экотипами и видами. Одна из классических работ такого рода сделана на гибридных популяциях видов *Helianthus* в Калифорнии (Stebbins a. Daly, 1961). Очень важно также экспериментальное изучение и проверка имеющихся предположений об идущей в природе интрогрессивной гибридизации, но работ такого рода, к сожалению, все еще очень мало. Одной из немногих является работа Горнфло (Gorenflot, 1964) по видам рода *Plantago*. Изучение же поведения хромосом в мейозе у гибридов представляет особый интерес.

11. Результатом всех исследований должен быть синтез данных, на основании которых будут установлены экотипы, выяснена картина клинальной изменчивости, таксономическая структура вида, эволюционные взаимоотношения внутри вида и с другими видами. Эти данные могут дать основание для построения гипотез о прошлом распространении вида, путях его миграции и направлении эволюции. Одним из образцов биосистематического исследования, в котором сравнительная кариология и морфология сочетаются с географией, экологией, фитоценологией, биологией размножения (включая экспериментальное изучение прорастания семян), изучением размера и структуры локальных популяций и историей расселения видов в послеледниковое время является коллективная работа группы японских ботаников о роде *Maianthemum* (Kawano, Ihara, Suzuki a. Iltis, 1967, и Kawano, Ihara a. Suzuki, 1968; см. также Ornduff, 1966, и Fukuda, 1967).

12. В организации биосистематических исследований широкого масштаба чрезвычайно большую роль играет международное сотрудничество. Исключительно важна для биосистематики координация исследований близких видов, ведущихся в разных странах. Учитывая это обстоятельство, по инициативе Леджарда Стеббинса в сентябре 1969 г. в Корваллисе (штат Орегон, США) была организована специальная конференция для обсуждения вопросов международного сотрудничества в области биосистематики. В качестве одного из объектов для международного сотрудничества

намечена триба *Triticeae* (*Hordeeae*) сем. *Poaceae* (*Agropyron*, *Elymus*, *Hordeum* и близкие роды). В своей резолюции конференция призвала всех, интересующихся цитогенетикой и филогенией этой группы, объединить свои усилия путем международного сотрудничества. В резолюции указывается, что ни один из нас не может, действуя в одиночку и используя лишь один из методов, решить филогенетические и таксономические проблемы на достаточно широкой биологической и географической основе. Координация наших индивидуальных усилий несомненно увеличит успех. Такая постановка вопроса есть знамение времени и нет сомнений в том, что биосистематика является одной из тех областей ботаники, где международное сотрудничество ученых будет особенно плодотворным.

Таковы те основные задачи, которые стоят перед биосистематикой сегодня. Но решение всех этих задач в полном их объеме является скорее делом будущего. Для сегодняшнего же дня нарисованная выше программа является программой-максимум. Но я не сомневаюсь, что не пройдет и десятилетия, как биосистематика не только достигнет этого идеала, но в ней откроются такие новые перспективы, о которых мы сегодня и не подозреваем.

ЛИТЕРАТУРА

Авдулов Н. П. (1931). Карио-систематическое исследование семейства злаков. Прилож. 44 к Тр. прикл. бот., генет. и селекц. : 1—428. — Вавилов Н. И. (1926). Центры происхождения культурных растений. — Вавилов Н. И. (1931). Линнеевский вид как система. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., 26 (3) : 109—134. — Грегор Дж. В. (1945). Экотип. Усп. совр. биолог. 19 (3) : 381—396. — Делоне Л. Н. (1915). Сравнительно-кариологическое исследование нескольких видов *Muscari* Mill. Зап. Киевск. общ. естествоиспыт., 25 (1) : 33—64. — Делоне Л. Н. (1922). Сравнительно-кариологическое исследование видов *Muscari* Mill. и *Bellevalia* L. Вестн. Тифл. бот. сада, 2 (1) : 1—39. — Делоне Л. Н. (1928). Применение кариологического анализа к решению вопросов специальной систематики. В сб. им. С. Г. Навашина, Гос. Тимирязевск. инст. : 3—14. — Дювиньо П. и М. Танг. (1968). Биосфера и место в ней человека (экологические системы и биосфера). — Завадский К. М. (1968). Вид и видообразование. — Кендрью Дж. (1968). Нить жизни. — Левитский Г. А. (1927). Кариологический метод в систематике и филогенетике рода *Festuca*. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., 17 (3) : 1—36. — Левитский Г. А. (1931). Морфология хромосом и понятие «кариотипа» в систематике. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., 27 (1) : 187—240. — Левитский Г. А. (1939). Цитогенетические основы эволюции. Природа 5 : 33—44. — Майр Э. (1942). Систематика и происхождение видов. — Майр Э. (1968). Зоологический вид и эволюция. — Майр Э., Э. Линсли и Р. Юзингер. (1956). Методы и принципы зоологической систематики. — Меницкий Ю. Л. (1966а). Использование количественных оценок сходства в систематике. Бот. журн., 3 : 354—371. — Меницкий Ю. Л. (1966б). К систематике кавказских робуроидных дубов цикла *Pedunculatae*. I. *Quercus pedunculiflora* C. Koch. Бот. журн., 9 : 1245—1265. — Меницкий Ю. Л. (1968). Применение канонического и дискриминантного анализа в ботанике (на примере изучения кавказских дубов). Журн. общ. биолог., 29 (3) : 272—296. — Навашин М. С. (1928). Морфология клеточного ядра у *Crepis* в связи с вопросом видообразования. В сб.: им. С. Г. Навашина, Гос. Тимирязевск. инст. : 171—186. — Навашин М. С. (1934). Кариотипическая изменчивость и ее значение. Усп. совр. биолог., 3 (1) : 3—26. — Розанова М. А. (1928—1929а). Экспериментально-генетический метод в систематике (аналитическая систематика). Журн. Русск. бот. общ., 13 (3—4) : 245—270. — Розанова М. А. (1928—1929б). О низших таксономических единицах. Журн. Русск. бот. общ., 13 (3—4) : 329—342. — Розанова М. А. (1935). Экспериментальная систематика растений и ее задачи. Тр. Петергофск. биолог. инст., 15 : 135—148. — Розанова М. А. (1946а). Задачи внутривидовой систематики. Журн. общ. биолог., 7 (4) : 285—296. — Розанова М. А. (1946б). Экспериментальные основы систематики растений. — Свешникова И. Н. (1927). Кариологический очерк рода *Vicia*. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., 17 (3) : 37—72. — Свешникова И. Н. (1941). Морфология хромосом, как метод систематики. Усп. совр. биолог., 14 (2) : 324—355. — Сенянинова-Корчагина М. В. (1932). Карио-систематическое исследование рода *Aegilops*. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., 2 (1) : 1—90. — Синская Е. Н. (1928). Масличные и корнеплоды семейства *Cruciferae*. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., 19 : 1—648. — Синская Е. Н. (1931). К познанию видов в их динамике и взаимоотношениях с растительным покровом. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., 25 (2) : 1—97. — Синская Е. Н. (1948). Динамика вида. — Синская Е. Н. (1963). О категориях и закономерностях изменчивости в популяциях высших растений. В сб.: Проблема популяций у высших растений, 2. — Синская Е. Н. (1964). Об общих закономерностях эколого-географической изменчивости дикорастущих и культурных растений. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., 36 (2) : 3—13. — Соколовская А. П. (1937). Карио-географическое исследование рода

Agrostis. Бот. журн. СССР, 5 : 457—480. — Соколовская А. П. и О. С. Стрелкова. (1938). Явление полиплоидии в высокогорьях Памира и Алтая. ДАН СССР, 21 (1—2) : 68—71. — Соколовская А. П. и О. С. Стрелкова. (1939). Географическое распространение полиплоидов. I. Изучение флоры Памира. Уч. зап. ЛГУ, 35, сер. биолог., 9 : 42—63. — Соколовская А. П. и О. С. Стрелкова. (1940). Кариологическое исследование высокогорной флоры Главного Кавказского хребта и проблема географического распределения полиплоидов. ДАН СССР, 29 (5—6) : 413—416. — Соколовская А. П. и О. С. Стрелкова. (1941). Полиплоидия и кариологические расы в условиях Арктики. ДАН АН СССР, 32 (2) : 145—147. — Стрелкова О. С. (1938а). Географическая изменчивость и внутривидовая дифференциация видов *Alopecurus pratensis* L. и *Alopecurus ventricosus* Pers. Тр. Петергофск. биолог. инст., 16 : 154—180. — Стрелкова О. С. (1938б). Кариосистематический очерк рода *Alopecurus* L. Тр. Петергофск. биолог. инст., 16 : 135—153. — Фейнман Р. (1968). Характер физических законов. — Фрей-Вислинг А. и К. Мюлеталер. (1968). Ультраструктура растительной клетки. — Чехов В. П. (1931). Карио-систематическое исследование трибусов *Sophoreae*, *Podolarieae* и *Genisteae* сем. *Leguminosae*. Изв. Томск. отд. Русск. бот. общ., 3 (1—2) : 121—131. — Чехов В. П. (1932). Карио-систематический анализ трибы *Trifolieae* сем. *Leguminosae*. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., сер. 2, 1 : 119—146. — Чехов В. П. (1935). Карио-систематический очерк трибы *Galegeae* сем. *Leguminosae*. Тр. Биолог. н.-и. инст. (Томск), 1 : 143—198. — Чехов В. П. и Н. Н. Карташева. (1932). Карио-систематическое исследование трибусов *Loteae* и *Phaseoleae* сем. *Leguminosae*. Тр. Томск. гос. унив., 85 : 1—22. — Чуксанова Н. А. (1969). Об изменчивости величины и формы хромосом в эволюции покрытосеменных растений. Цитология, 11 (7) : 785—795. — Anderson E. (1949). Introgressive hybridisation.— Babcock E. B. (1936). The origin of *Crepis* and related genera with particular reference to distribution and chromosome relationships. In: T. H. Goodspeed (ed.). Essays in geobotany : 9—53. — Babcock E. B. (1942). Systematics, cytogenetics and evolution in *Crepis*. Bot. Rev. 8 : 139—190. — Babcock E. B. (1947). The genus *Crepis*. I—II. Univ. Calif. Publ. Bot., 21, 22. — Bennett E. (1965). Plant introduction an genetic conservation: genecological aspects of an urgent world problem. Record. Scottish plant breeding st. 1965 : 27—113. — Böcher W. (1967). Continuous variation and taxonomy. Taxon, 16 (4) : 255—258. — Bradshaw A. D. (1959). Population differentiation in *Agrostis tenuis* Sibth. I. Morphological differentiation. New Phytol., 58 : 208—227. — Bradshaw A. D. (1960). Population differentiation in *Agrostis tenuis* Sibth. III. Populations in varied environments. New Phytol. 59 : 92—103. — Briggs D. a. S. M. Walters. (1969). Plant variation a. evolution. — Burdet H. M. (1968). Méthodologie cytotaxonomique: critiques et propositions. Candollea, 32 : 39—44. — Camp W. H. (1951). Biosystematy. Brittonia, 7 : 113—127. — Camp W. H. a. C. L. Gilly. (1943). The structure and origin of species. Brittonia, 4 : 323—385. — Clausen J. (1921—1922). Studies on the collective species *Viola tricolor* L. I—II. Saertryk of Bot. Tidsskr., 37 : 206—221, 362—416. — Clausen J. (1951). Stages in the evolution of plant species. — Clausen J. (1964). Cytotaxonomy and distributional ecology of Western North American violets. Madrõno, 17 : 72—197. — Clausen J. (1967). Biosystematic consequences of ecotypic and chromosomal differentiation. Taxon, 16 : 271—279. — Clausen J. a. W. M. Hiessey. (1948). Experimental studies on the nature of species. IV. Genetic structure of ecological races. Publ. Carneg. Inst., 615. — Clausen J., D. D. Keck a. W. M. Hiessey. (1940). Experimental studies on the nature of species. I. Effect of varied environments on western North American plants. Publ. Carnegie Inst., 520. — Cronquist A. (1969). On the relationship between taxonomy and evolution. Taxon, 18 : 177—187. — Darlington C. D. (1956, 1963). Chromosome botany and the origins of cultivated plants. 1 a. 2 Ed. — Davis P. H. a. V. N. Heywood. (1963). Principles of angiosperm taxonomy. — Du Rietz G. E. (1930). The fundamental units of biological taxonomy. Svensk Bot. Tidskr., 24 : 333—428. — Ehrendorfer E. (1964). Cytologie, Taxonomie und Evolution bei Samenpflanzen. Vistas in Bot., 4 : 99—186. — Epling C. (1943). Taxonomy and genonomy. Science, 98 : 515 : 516. — Faibrothers D. E. (1968). Chemosystematics with emphasis on systematic serology. In: V. H. Heywood (ed.): Modern methods in plant taxonomy : 141—174. — Favarger C. (1967). Cytologie et distribution des plantes. Biol. Rev., 42 : 163—206. — Fukuda I. (1967). The biosystematics of Achlys. Taxon, 16 (4) : 308—316. — Gajewski W. (1957). A cytogenetic study on the genus *Geum*. Monographiae Bot., 4. — Gajewski W. (1959). Evolution in the genus *Geum*. Evolution, 13 : 378—388. — Gilmour J. S. L. (1967). The deme terminology. In: A. S. Boughey «Population and environmental biology». — Gilmour J. S. L. a. J. W. Gregor. (1939). Demes: A suggested new terminology. Nature, Lond., 144 : 333—334. — Gilmour J. S. L. a. J. Heslop-Harrison. (1954). The deme terminology and the units of micro-evolutionary change. Genetica, 27 : 147—161. — Gorenflot R. (1964). Introgression, polymorphisme et taxonomie chez les Plantaginacées. Adansonia (nouv. sér.), 4 : 393—417. — Grant V. (1963). The origin of adaptations. — Gregor J. (1931). Experimental delimitation of species. New Phytol., 30 (3) : 204—217. — Gregor J. (1938). Experimental taxonomy. II. Initial population differentiation in *Plantago maritima* L. in Britain. New Phytol., 37 (1) : 15—49. — Gregor J. (1939). Experimental taxonomy. IV. Population differentiation in North American and European Sea plantains allied to *Plantago maritima* L. New Phytol., 38 (4) : 293—322. — Gregor J. W. (1944). The ecotype. Biol. Rev.,

19 : 20—30. — Gregor J. W. (1946). Ecotypic differentiation. New Phytol., 45 : 254—270. — Gregor J. W., V. McM. Davey a. J. M. S. Lang. (1936). Experimental taxonomy. I. Experimental garden techniques in relation to the recognition of the small taxonomic units. New Phytol., 35 : 323—350. — Gregor J. a. F. Sansome. (1927). Experiments on the genetics of wild populations. I. Grasses. Journ. Genetics, 17 (3) : 349—364. — Gregor J. a. F. Sansome. (1930). Experiments on the genetics of wild populations. I. *Phleum pratense* L. and the hybrid *P. pratense* L.× ×*P. alpinum* L. Journ. Genetics, 22 (3) : 373—386. — Gregor J. W. a. P. J. Watson. (1961). Ecotypic differentiation. Evolution, 15 : 166—173. — Harborne J. B. a. T. Swain. (1969). Perspectives in Phytochemistry. — Hawkes J. G. (ed.) (1966). Reproductive biology and taxonomy of vascular plants. — Hawkes J. G. (ed.) (1968). Chemotaxonomy and serotaxonomy. — Hegnauer R. (1969). Chemical evidence for the classification of some plant taxa. In: J. B. Harborne a. T. Swain «Perspectives in Phytochemistry»: 121—138. — Heslop-Harrison J. (1952). Statistical methods in plant taxonomy. Taxon, 1 : 53—59, 73—78. — Heslop-Harrison J. (1953). New concepts in flowering plant taxonomy. — Heslop-Harrison J. (1955). New concept in flowering-plant taxonomy. — Heslop-Harrison J. (1958). Ecological variation and ethological isolation. Uppsala Univ. Arsskr., 6 : 150—158. — Heslop-Harrison J. (1959). Variability and environment. Evolution 13 : 145—147. — Heslop-Harrison J. (1964). Forty years of genecology. Adv. ecol. Res., 2 : 159—247. — Heywood V. H. (1959). The taxonomic treatment of ecotypic variation. Systematics Assoc. Publ., 3 : 87—112. — Heywood V. H. (1963). The «species aggregate» in theory and practice. Regn. Veg., 27 : 26—37. — Heywood V. H. (ed.) (1968a). Modern methods in plant taxonomy. — Heywood V. H. (1968б). Scanning electron microscopy and micro-characters in the fruits of the *Umbelliferae-Cancalideae*. Proc. Linn. Soc. London, 179 : 287—289. — Huxley J. (1938). Clines: an axillary taxonomic principle. Nature, Lond., 142 : 219—220. — Huxley J. (ed.) (1940). The new systematics. — Johnson L. A. S. (1968). Rainbow's end: the quest for an optimal taxonomy. Proc. Linn. Soc. New South Wales, 93 (1) : 8—45. — Kachidze N. (1929). Karyologische Studien über die Familie die *Dipsacaceae*. Planta, 7 (4) : 482—502. — Kawano S., M. Ihara, M. Suzuki a. H. H. Iltis. (1967). Biosystematic studies on *Maianthemum* (*Liliaceae—Polygonaceae*) I. Somatic chromosome number and morphology. Bot. Mag. Tokyo, 80 : 345—352. — Kawano S., M. Ihara a. M. Suzuki. (1968). Biosystematic studies on *Maianthemum* (*Liliaceae—Polygonaceae*) II. Geography and ecological life history. Japan. Journ. Bot., 20 (1) : 35—65. — Koshy T. K. (1968). Evolutionary origin of *Poa annua* L. in the light of karyotypic studies. Canad. Journ. Genet. Citol., 10 : 112—118. — Kruckeberg A. R. (1969a). Ecological aspects of the systematics of plants. In: C. G. Sibley et al. «Systematic biology»: 161—212. — Kruckeberg A. R. (1969б). The implications of ecology for plant systematics. Taxon, 18 : 92—120. — Kurabayashi M. (1958). Evolution and variation in Japanese species of *Trillium*. Evolution, 12 : 286—310. — Lerner I. M. (1968). Heredity, evolution and society. — Lewis H. (1969). Comparative cytology in systematics. In: C. G. Sibley et al. «Systematic biology»: 523—541. — Lewis W. H., R. L. Oliver a. Yutaka Sud. (1967). Cytogeography of *Claytonia virginica* and its allies. Ann. Missouri Bot. Gard., 54 (2) : 153—171. — Marsden-Jones E. M. a. W. B. Turrill. (1954). British knapweeds, a study in synthetic taxonomy. — Mayr E. (1963). Animal species and evolution. — Moore D. M. (1968). The karyotype in taxonomy. In: V. H. Heywood (ed.). Modern methods in plant taxonomy. — Neil Jones R. a. H. Rees. (1968). Nuclear DNA variation in *Allium*. Heredity, 23 (4) : 591—605. — Ornduff R. (1966). A biosystematic survey of the goldfield genus *Lasthenia*. Univ. Calif. Publ. Bot., 40 : 1—92. — Ornduff R. (1969). Reproductive biology in relation to systematics. Taxon, 18 : 121—133. — Reese G. (1961). Karyotype and plant geography. In: Advances in Botany : 895—900, Toronto. — Rees H., F. M. Cameron, M. H. Hazarka a. G. H. Jones. (1966). Nuclear variation in diploid angiosperms. Nature, 211 : 828—830. — Rees H. a. G. H. Jones. (1967). Chromosome evolution in *Lolium*. Heredity, 22 (1) : 1—18. — Rothfels K., E. Sexsmith, M. Heimburger a. M. O. Krause. (1966). Chromosome size and DNA content of species of *Anemone* L. and related genera (*Ranunculaceae*). Chromosoma, 20 (1) : 54—74. — Shinners L. H. (1969). Local floras: past, present and future. Taxon, 18 : 121—244. — Sibley C. G. (ed.) (1969). Systematic biology. — Simpson G. G. (1961). Principles of animal taxonomy. — Skalinska M. (1963). Cytological studies in the flora of the Tatra Mts. A synthetic review. Acta Biol. Cracoviensia, Ser. Bot., 6 (2) : 203—233. — Smith A. C. (1969). Systematics and appreciation of reality. Taxon, 18 : 5—13. — Smith B. W. (1968). Cytogeography and cytotaxonomic relationships of *Rumex paucifolius*. Amer. Journ. Bot., 55 (6) : 673—683. — Sneath P. H. A. (1969). Recent trends in numerical taxonomy. Taxon, 18 : 14—20. — Stafley F. A. (1969). Biosystematic pathways anno 1969. Taxon, 18 : 485—608. — Stebbins G. L. (1950). Variation and evolution in plants. — Stebbins G. L. (1969). The significance of hybridization for plant taxonomy and evolution. Taxon, 18 : 26—36. — Stebbins G. L. a. K. Daly. (1961). Changes in the variation pattern of a hybrid population of *Helianthus* over an eight-year period. Evolution, 15 : 60—71. — Stebbins G. L. a. J. Major. (1965). Endemism and speciation in the California flora. Ecol. Monogr., 35 : 1—35. — Stebbins G. L. a. Alva Day. (1967). Cytogenetic evidence for long continued stability in the genus *Plantago*. Evolution, 21 (3) : 409—

428. — T h o r n h i l l J. W. et al. (1965). Examining three-dimensional microstructures with the scanning electron microscope. Grana palynol., 6 (1) : 3—6. — T u r e s s o n G. (1922a). The species and variety as ecological units. Hereditas, 3 : 100—113. — T u r e s s o n G. (1922б). The genotypical response of the plant species to habitat. Hereditas, 3 : 211—350. — T u r e s s o n G. (1923). The scope and import of genecology. Hereditas, 4 : 171—176. — T u r e s s o n G. (1925). The plant species in relation to habitat and climate. Hereditas, 6 : 141—236. — T u r e s s o n G. (1930). The selective effect of climate upon the plant species. Hereditas, 14 : 99—152. — T u r n e r B. L. (1969). Chemosystematics: recent developments. Taxon, 18 : 134—151. — T u r r i l l W. B. (1938). The expansion of taxonomy with special reference to Spermatophyta. Biol. Rev., 13 : 342—373. — T u r r i l l W. B. (1946). The ecotype concept; a consideration with appreciation and criticism, especially of recent trends. New Phytologist, 45 : 34—43. — T u r r i l l W. (1958). Genetic variations with taxonomic species. In: Systematics of to-day. — V a l e n t i n e D. H. (1941). Variation in *Viola riviniana* Reichb. New Phytol., 40 : 189—209. — V a l e n t i n e D. H. (1948). Studies in British Primulas: 2. Ecology and taxonomy of Primrose and Oxlip (*Primula vulgaris* Huds. and *P. elatior* Schreb.). New Phytol., 47 : 111—130. — V a l e n t i n e D. H. (1949). The units of experimental taxonomy. Acta Biotheor. Leiden, 9 : 75—88, — V a l e n t i n e D. H. (1962). Variation and evolution in the genus *Viola*. Preslia, 34 : 190—206. — V a l e n t i n e D. H. (1966). The experimental taxonomy of some *Primula* species. Trans. Bot. Soc. Edinb., 40 : 169—180. — V a u g h a n J. G. (1968). Serology and other protein separation methods in studies of angiosperm taxonomy. Sci. Progr., Oxford, 56 : 205—222. — W i l k i n s D. A. (1968). The scale of genecological differentiation. In: V. H. Heywood «Modern methods in plant taxonomy»: 227—239. — W r i g h t S. (1955). Classification of the factors of evolution. Cold. Spring Harbor Symp. Quant. Biol., 20 : 16—24D.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 26 XI 1969).

SUMMARY

Biosystematics has arisen at the junction of classical systematics, ecology, reproductive biology, genetics, cytosystematics, chemosystematics, genecology, taximetrics, and historical plant geography. It is a synthetic discipline, which brings together many branches of botany and various techniques and ideas. The development of biosystematics has been closely connected with the rise of the synthetic theory of evolution. One of the most important parts of biosystematics is genecology, which studies the populational structure of a species and the genetical structure of populations themselves in relation to their habitats. Biosystematics is broader than genecology, since it studies not only intraspecific variation, but also the taxonomic structure of a species, its origin and evolution, the history of its dispersal, etc. The term «biosystematics» is not a felicitous one, but it is so widely adopted, that it would be hardly possible to substitute any new term.

Biosystematics deals with both taxonomic and genecological categories. It uses mainly two taxonomic categories: the species and the subspecies. The genecological categories are based upon quite different criteria and serve for other purposes. The elementary genecological category is the local population, conviniently called a deme (by Huxley, Wright, Simpson, Mayr, and many others), though this was not the meaning of the term when originally proposed by Gilmour and Gregor. Another important genecological category is the ecotype. Thus, biosystematics uses two independent and complementary systems of categories, genecological and taxonomic, and has to avoid any duplication and overlapping of terms and categories.

International co-operation and a close working relationship among biosystematics is extremely important for the future progress in biosystematics.

УДК (018).0001.2 : 582.542.1

Ю. Н. Прокудин

ОПЫТ КОМПЛЕКСНОГО ПРИМЕНЕНИЯ РАЗЛИЧНЫХ МЕТОДОВ ПРИ ТАКСОНОМИЧЕСКОМ ИЗУЧЕНИИ ДИКОРАСТУЩИХ ЗЛАКОВ

U. N. PROKUDIN. THE EXPERIENCE IN THE COMPLEX USE OF DIFFERENT METHODS IN TAXONOMIC STUDIES OF WILD GRASSES

Вопрос о необходимости комплексного внедрения в систематику растений различных методов исследования неоднократно обсуждался на ботанических совещаниях, конференциях и съездах, однако существенных сдвигов в этом отношении пока не наблюдается. Организация комплексных исследований по систематике растений — дело трудное, в особенности в крупных ботанических коллективах с традиционно установившимся делением их на обособленные отделы со своей собственной проблематикой и тематикой.

Комплексное применение различных методов исследования имеет очень большое значение не только для решения крупных проблем филогенетической систематики растений, но и при критическом пересмотре отдельных родов, проверке самостоятельности отдельных видов, выяснении устойчивости или изменчивости отдельных признаков растений в связи с изменением условий их произрастания.

Учитывая именно это обстоятельство, вероятно, было бы полезно на новой методической основе критически пересмотреть некоторые результаты завершенной в общих чертах инвентаризации флоры Советского Союза и его отдельных частей. Как известно, в процессе изучения флоры СССР и отдельных союзных республик было описано значительное число новых видов. Так, по данным М. И. Котова (1965), только за советский период из состава флоры Украины, насчитывающей 3545 дикорастущих видов, описано 840 новых видов. Среди описанных видов есть немало таких, которые не очень четко отличаются от других, близких к ним видов, что вызывает значительные затруднения при их определении. Учитывая имевшие место крайности в применении монотипической концепции вида, можно думать, что среди новых видов есть, вероятно, и ошибочно описанные виды. Очевидно, было бы полезно критически пересмотреть эти новые виды и «очистить» нашу флору от излишнего «видового» балласта (Прокудин, 1967а).

Комплексное применение различных методов исследования должно занять большое место и при изучении механизмов и закономерностей микроэволюции — основной задачи, которую решает экспериментальная систематика (биосистематика) растений.

Указанные выше обстоятельства и определили характер и направление исследований научного коллектива кафедры высших растений и отдела ботаники Института биологии Харьковского университета.

Уже в течение многих лет в этом коллективе ведется комплексное изучение дикорастущих злаков Украинской ССР, в ходе которого был в общих чертах установлен видовой состав злаков нашей республики,

выявлены анатомо-морфологические признаки, установлены хромосомные числа, изучены эколого-фитоценотические особенности и распространение отдельных видов. В результате проведенных исследований опубликован ряд агростологических работ (Прокудин, 1948а, 1948б, 1950а, 1950б, 1951, 1954а, 1954б, 1956, 1961, 1963, 1965а, 1965б, 1967б, 1968; Прокудин и Слюсаренко, 1961; Константинова, 1950, 1960а, 1960б, 1963, 1966, 1968; Слюсаренко, 1957, 1963а, 1963б, 1963в, 1965; Пояркова, 1961, 1963а, 1963б, 1965а, 1965б, 1966; Вовк, 1964, 1965а, 1965б, 1968а, 1968б; Пояркова и Куценко, 1965; Петрова, 1965, 1967, 1968а, 1968б; Верниченко, 1966, 1968).

Начиная с 1964 г. основное внимание коллектива было обращено на комплексное изучение изменчивости признаков у дикорастущих злаков в связи с изменением условий их произрастания. В качестве основных задач, поставленных нами на ближайшие годы, был критический пересмотр некоторых «новых» видов злаков, описанных с Украины, проверка таксономической ценности отдельных признаков видов и поиски новых устойчивых морфологических, анатомических, кариологических, некоторых биологических и иных признаков таксономического значения, пригодных для более четкого разграничения отдельных видов. В процессе этих исследований были подвергнуты более глубокому монографическому изучению некоторые роды злаков украинской флоры (*Agrostis* L., *Zerna* Panz., *Bromus* L., *Anizantha* Nevski, *Festuca* L., *Koeleria* Pers. и др.).

В более далекой перспективе мы имеем в виду перейти к углубленному экспериментальному изучению механизмов и закономерностей микроэволюции на примере некоторых полиморфных видов злаков.

Объект и методика исследований

В соответствии с поставленными задачами были избраны и соответствующие объекты. Для исследования были взяты как широкоареальные полиморфные виды, с достаточно широкой экологической амплитудой (*Festuca sulcata* Hack., *Koeleria gracilis* Pers., *Elytrigia repens* [L.] Desv., *Agrostis alba* s. l., *Dactylis glomerata* L. и др.), так и виды локальные, в экологическом отношении более четко очерченные, но не всегда хорошо отличающиеся по морфологическим признакам от генетически близких к ним, в большинстве также локальных видов, имеющих другую экологию и иное географическое распространение (*Koeleria splendens* Presl — *K. talievii* E. Lavr., *Zerna riparia* [Rehm.] Nevski — *Z. cappadocica* [Boiss. et Bal.] Nevski — *Z. heterophylla* Klok., *Agropyron pectiniforme* Roem. et. Schult. — *A. lavrenkoanum* Prokud., *Melica taurica* C. Koch — *M. monticola* Prokud. — *M. chrysolepis* Klok., *Briza media* L. — *B. australis* Prokud., *Elytrigia stipifolia* [Czern.] Nevski. — *E. cretacea* Klok. et Prokud. — *E. scythica* Nevski, *Festuca beckeri* Hack. — *F. laeviuscula* Klok. и др.).

С целью сбора экологически разнородного гербарного и живого материала, а также семян, были проведены три ботанические экспедиции и совершено значительное число отдельных выездов научных сотрудников в различные районы Украины. Полевыми исследованиями были охвачены весьма разнообразные в экологическом, фитоценотическом и ботанико-географическом отношениях районы Украины. Материал по отдельным видам собирался на степных участках, меловых, известняковых и гранитных обнажениях, на речных, приморских и палеогеновых песках, на лесных полянах, в полезащитных лесных полосах, на лугах, в различных высотных поясах Крыма и Карпат, на склонах разной экспозиции, в различных условиях увлажнения и т. д.

Собранные в природе дерновины злаков в живом состоянии высаживались на опытном участке кафедры, а надземные их части срезались и гербаризировались.

В результате полевых исследований на опытном участке кафедры, расположенном на правом высоком берегу Северского Донца в окрестностях с. Гайдары Змиевского района Харьковской области, была собрана боль-

шая живая коллекция многолетних злаков в числе 84 видов (1139 дерновин) эта коллекция позволила организовать разносторонние исследования н живом материале в условиях стационара.

Создавая опытный участок, мы руководствовались такими соображе ниями. Отобранные в различных экологических условиях образцы одног полиморфного вида или двух, или же нескольких генетически близких ло кальных видов помещались в однородные в отношении почвы, экспозиции увлажнения и температуры условия. Мы вправе были ожидать, что на эт выравненные условия каждый вид будет реагировать по-разному, в за висимости от его экологической природы и биологических особенностей Именно характер ответа растения на эти новые условия мог дать нам цен ный материал для решения поставленных задач.

Опытный участок стал для нас важным средством проверки устойчи вости видовых признаков и поиска новых признаков таксономическог значения, средством изучения некоторых биологических особенносте дикорастущих злаков.

За развитием растений на опытном участке ведутся систематические на блюдения. На большом живом и гербарном материале ведется сравнительно анатомо-морфологическое исследование образцов из различных местообита ний. Большое место занимает изучение сроков и суточных ритмов цветени злаков, позволяющее в ряде случаев установить существенные различи в характере этих биологических процессов у разных видов. Производитс также кариологическое изучение избранных объектов, которое являетс одним из важных методов комплексного исследования отдельных видо и внутривидовых экологических подразделений. Считая число хромосо одним из важных диагностических признаков, мы направили основно внимание на проверку устойчивости этого показателя у образцов одного и того же вида из местообитаний с резко различными экологически условиями.

Проведенные исследования в указанном плане еще не дают материал для каких-либо обобщений. Однако эти работы уже дали возможност получить определенный ответ на отдельные конкретные вопросы, выте кающие из поставленных нами задач.

В данной статье мы попытаемся кратко охарактеризовать лишь неко торые итоги наших исследований, касающиеся отдельных вопросов ра рабатываемой темы.

Сравнительно-морфологические исследования

Сравнительно-морфологическому анализу подвергался гербарный и живой материал по тем видам, которые требовали, с нашей точки зрени критического пересмотра. При этом проводилось сравнительно-морфоло гическое изучение взятого в природе «исходного» материала (срезанны надземные части с привезенных дерновин) и выращенного из дернови на участке «производного» материала.

Сравнительно-морфологическое изучение злаков на опытном участк позволило выявить некоторые факты, касающиеся «поведения» морфоло гических признаков у исследованных объектов.

Независимо от происхождения исходного материала, на опытно участке почти во всех случаях наблюдается увеличение размеров все частей растения и числа репродуктивных побегов в дерновинах. Вмест с тем было обнаружено, что при увеличении размеров растений соотно шение между этими количественными показателями у двух сравнива мых видов может оставаться постоянным (например, у *Zerna riparia* *Z. cappadocica*, по данным Л. П. Слюсаренко).

У некоторых видов, обнаруживающих в природе значительный пол морфизм в связи с различиями в условиях произрастания, на опытн участке наблюдается выравнивание морфологических признаков; при это указанный процесс может затрагивать не только количественные, но некоторые качественные признаки (характер побегообразования, степе

ветвления и направление роста побегов, образование придаточных корней на надземных частях побегов — у *Agrostis stolonifera* L., по данным А. Г. Вовк).[1] С другой стороны, наблюдаются факты, когда отдельные формы полиморфного вида при заметном увеличении их размеров после четырехлетнего пребывания на участке сохраняют свое «лицо». Здесь речь идет о таких внешних признаках, как окраска, общий габитус, структура дерновин («куст» компактный или разваливающийся), соотношение в длине вегетативных и генеративных побегов и некоторые другие особенности (все это наблюдается у форм овсяницы бороздчатой, по данным В. В. Тверетиновой).

Некоторые данные, касающиеся изменчивости морфологических признаков у других злаков, будут приведены ниже, при обсуждении результатов критического пересмотра ряда «новых» видов.

Материалы проведенных исследований в общем подтверждают мысль о том, что количественные морфологические признаки являются значительно более изменчивыми, нежели качественные. Однако в отдельных конкретных случаях в это утверждение необходимо вносить некоторые коррективы.

Сравнительно-анатомические исследования

Изучение анатомических структур вегетативных органов злаков, проведенное рядом исследователей, показало, что для целей таксономии наибольший интерес представляет листовая пластинка. Еще в прошлом столетии Дюваль-Жув (Duval-Jouve, 1875) по характеру расположения хлорофиллоносной паренхимы (радиальному или диффузному) установил два типа листьев злаков. Эти данные были использованы некоторыми агростологами при разработке систем злаков (Авдулов, 1931; Рожевиц, 1937, 1946). Возможность использования анатомических особенностей листьев для целей классификации семейства злаков рассматривают в своих работах и более поздние исследователи (Brown, 1958, 1961; Jacques-Felix, 1958; Prat, 1961; Majumdar, 1963). Значительный интерес представляет сводная работа по анатомии семейства злаков Меткафа (Metcalfe, 1960), где имеется и весьма полная библиография по данному вопросу.

При изучении изменчивости анатомических признаков у дикорастущих злаков нами исследовалась листовая пластинка. Изучался во всех случаях второй сверху (от соцветия) лист репродуктивного стебля, а также лист вегетативного побега.

Проведенное в нашем коллективе сравнительное изучение анатомических структур листьев злаков еще не дает достаточных оснований для каких-либо обобщений, касающихся стабильности или изменчивости отдельных анатомических признаков при изменении условий произрастания. Однако и здесь, вероятно, имеет место общая закономерность, свойственная и морфологическим признакам, — количественные анатомические признаки имеют значительно более широкую амплитуду изменчивости, нежели качественные.

Этот вывод мы делаем на основании результатов анатомических исследований наших сотрудников.

Так, по данным А. Г. Вовк, монографически изучавшей украинские виды рода *Agrostis* L., у большинства образцов полевицы на опытном участке увеличились число проводящих пучков и объем мезофилла в листьях. У некоторых образцов *Agrostis stolonifera* обнаружены признаки ксерофилизации листьев за счет увеличения числа проводящих пучков первого типа (Vucolov, 1929) и утолщения клеточных оболочек нижнего эпидермиса. Наблюдается также увеличение числа моторных клеток и их размеров (у *A. stolonifera* и *A. gigantea*). Довольно устойчивыми у поле-

---

[1] Здесь, как и в последующем изложении, отсутствие года издания при фамилии исследователя указывает на то, что приводимые данные еще не опубликованы.

виц оказались такие анатомические признаки: форма ребер, преобладаю щий тип проводящих пучков, очертание края пластинки листа на попе речном разрезе, форма клеток эпидермиса, расположение склеренхимы сопровождающей проводящие пучки, наличие склеренхимных тяжей не связанных с проводящими пучками. Все эти структурные элементы являются хорошо выраженными качественными признаками.

Значительную устойчивость качественных анатомических признако обнаружила также Л. П. Слюсаренко у видов *Zerna* Panz. и *Bromus* L Вместе с тем ею установлено, что в отдельных случаях и количественны анатомические признаки не претерпевают заметных изменений при пере несении растений в новые условия. Так, например, у образцов *Zerna riparia* (Rehm.) Nevski, привезенных из южных районов Украины (Хому товская степь, Аксания-Нова) структура листьев в ее количественны показателях осталась неизменной по сравнению с исходным материалом У растений крымских (горных) образцов *Zerna cappadocica* (Boiss. et Bal. Nevski, выращенных на опытном участке, происходили изменения неко торых количественных признаков: наблюдалось увеличение числа прово дящих пучков в листе, несколько изменился характер размещения механической ткани при пучках, немного уменьшилась высота ребе и увеличилась ширина бороздок между ними.

Изучение анатомии листьев *Festuca sulcata* Hack., проведенное на боль шом и экологически разнородном материале В. В. Тверетиновой, показал значительное разнообразие анатомических структур этого вида. Разны листья в пределах одной дерновины и даже одного стебля могут быть раз личными по таким показателям, как очертания листовой пластинки н поперечном разрезе, степень выраженности киля и ребер, размеры и взаим ное размещение проводящих пучков, количество и размещение механи ческой ткани в листьях.

Сравнение однотипных по расположению на стебле или на бесплодны побегах листьев у образцов из природы и образцов с опытного участк показало, что у этого вида более устойчивы качественные анатомически признаки и весьма изменчивы количественные. После 3—4 лет пребывани на опытном участке у *Festuca sulcata*, как правило, увеличиваются разме листьев (их длина, ширина и толщина), диаметр и количество проводящи пучков, становятся более высокими ребра на верхней поверхности листа В большинстве случаев наблюдаются заметные изменения и в степен развития и характере размещения тяжей механической ткани. Эти изме нения могут идти в разных направлениях: можно наблюдать контакт тяже механической ткани с соответствующими проводящими пучками или наоборот, отрыв их от пучков, уменьшение объема механической ткан в тяжах или даже полное их исчезновение. В отдельных случаях наблю дается увеличение массы механической ткани до полного слияния отдель ных тяжей в сплошной субэпидермальный слой. Однако более характер ным для овсяницы бороздчатой в условиях опытного участка являетс уменьшение объема механической ткани в листьях, несмотря на увели чение их размеров.

Значительная устойчивость качественных анатомических признако была обнаружена у *Festuca beckeri*. У образцов этого вида с опытног участка наблюдалось лишь увеличение числа проводящих пучков и ребе на верхней поверхности листа.

В результате проведенных на большом экологически разнородно материале сравнительно-анатомических исследований были обнаружен устойчивые признаки различия в анатомической структуре листьев межд отдельными видами рода *Agrostis* (Вовк, 1965б), *Poa* (Пояркова, 1966) *Agropyron* (Константинова, 1966), *Festuca* (Константинова, 1968), *Koeleria* (Калениченко), *Zerna*, *Bromus*, *Anizantha* (Слюсаренко).

Изучение суточных ритмов цветения злаков

В наших комплексных исследованиях значительное место занимает изучение суточных ритмов цветения злаков.

Вопросами цветения и опыления злаков уже длительное время в нашей стране занимается группа пермских ботаников во главе с А. Н. Пономаревым, опубликовавших значительное число интересных работ по данному вопросу (Пономарев, 1954, 1959, 1960а, 1960б, 1960в, 1961, 1964; Пономарев и Турбачева, 1962; Банникова, 1963, 1964а, 1964б, 1964в) С наибольшей полнотой эти вопросы обсуждаются в опубликованной в 1964 г. статье Пономарева, в которой приводится и обширная библиография по антэкологии злаков.

По мнению Пономарева, каждый вид злака имеет свой особый режим цветения, определяющийся внутренними (генетическими) причинами, но регулируемый факторами внешней среды, среди которых важнейшими являются температура и относительная влажность воздуха.

Изучение суточных ритмов цветения было взято нами на вооружение как особый метод в комплексном исследовании дикорастущих злаков, который дал бы нам дополнительные аргументы при решении тех или иных спорных вопросов таксономического характера.

Имея на участке в своем распоряжении большой и разнообразный в экологическом, географическом и систематическом отношениях живой материал, мы имели возможность сравнивать суточные ритмы цветения представителей отдельных популяций в пределах одного вида и отдельных видов в пределах рода, в том числе и некоторых «новых» видов, требующих критической проверки.

Приступая к указанным исследованиям, мы имели в виду изучить ритмику цветения интересующих нас видов и выяснить, насколько устойчивыми и специфическими для отдельных видов являются те или иные суточные ритмы цветения и можно ли их использовать как дополнительный таксономический признак.

Изучение суточных ритмов цветения на опытном участке проводится нашими сотрудниками по методике, разработанной пермскими ботаниками (Пономарев, 1960б; Банникова, 1963, и др.).

Изучением суточных ритмов цветения были охвачены представители различных родов злаков украинской флоры, выращиваемые на опытном участке кафедры (*Agrostis* L., *Koeleria* Pers., *Festuca* L., *Bromus* L., *Zerna* Panz., *Anizantha* Nevski, *Dactylis* L., *Briza* L., *Melica* L., *Elytrigia* Desv., *Agropyron* Gaertn.). Материалы этих исследований частично опубликованы в работах А. Г. Вовк (1966), Л. П. Слюсаренко (1968а, 1968б), М. Г. Калениченко (1968), В. В. Тверетиновой (1968).

В результате проведенных исследований удалось собрать ряд новых данных, касающихся поведения соцветий, колосковых чешуй, пыльников и других частей цветка у представителей отдельных родов в процессе цветения. В ряде случаев была установлена определенная разница в календарных сроках зацветания между отдельными видами одного рода, в том числе и близкими друг к другу в генетическом отношении. В качестве примера можно указать на такие «пары» близких видов, как *Koeleria glauca* (Schkuhr) DC. и *K. sabuletorum* Czern., *K. talievii* E. Lavr. и *K. splendens* Presl, *Festuca beckeri* Hack. и *F. laeviuscula* Klok. начало цветения в пределах каждой «пары» не совпадает по календарным срокам.

Много новых и интересных данных было получено о суточной ритмике цветения отдельных видов. Как показали исследования наших сотрудников, характер суточных ритмов цветения у исследованных растений оказался очень разнообразным (порционное цветение или плавный ход этого процесса, растянутое или концентрированное цветение, разные часы цветения в течение суток и пр.). При этом было установлено, что во многих случаях отдельные виды проявляют определенную специфику в характере суточной ритмики цветения и по этим показателям существенно отличаются

от других видов в пределах рода. В связи с ограниченным объемом стат приведем лишь несколько примеров, иллюстрирующих сказанное.

По данным В. В. Тверетиновой, у *Festuca beckeri* Hack. цветение в ' чение суток начинается на 1—2 часа раньше, чем у близкой к ней *F. laevi cula* Klok. *F. cretacea* Gzern. принадлежит к злакам ночного и отчас утреннего цветения (цветет преимущественно с часу ночи и почти 6 часов утра), *F. pratensis* Huds. — типичный утренний злак (цветет пре мущественно с 5 до 8 часов утра), *F. sulcata* Hack. характеризуется рас нутым суточным цветением (с 12 до 18 часов), *F. glauca* Lam. цветет с (1 17 до 20 часов.

По данным М. Г. Калениченко, большинство украинских видов ро *Koeleria* является ночными злаками и только два вида (*K.splendens* Pr и *K. talievii* E. Lavr.) цветут в послеполуденное время. Первый из н цветет с 12 до 18 часов, а второй обычно зацветает на 1—2 часа позя Ночные виды келерии (*K. gracilis* Pers., *K. lobata* [M. B.] Roem. et Schul *K. glauca* [Schkuhr] DC., *K. sabuletorum* Gzern.) характеризуются рас нутым цветением, с постепенным нарастанием интенсивности и медленн спадом (нередко с вечера до самого утра). Однако максимум цветен у отдельных ночных видов приходится на разные часы.

Интересные данные о ритмах цветения украинских костров (в широк смысле) были получены в исследованиях Л. П. Слюсаренко. Установлев что по характеру цветения роды *Zerna* и *Bromus* заметно различаютс Виды *Zerna* — типичные перекрестники, цветут в послеполуденное (пре вечернее) время; цветение взрывчатое и порционное. Виды *Bromus* факультативные клейстогамы, цветут утром или в послеполуденное вре и, за исключением *B. arvensis* L., характеризуются постепенным нарас нием и спадом темпов цветения.

Промежуточное положение между этими двумя родами по характе цветения занимают виды *Anizantha* Nevski (*A. tectorum* [L.] Nevski *A. sterilis* [L.] Nevski). Оба они — факультативные клейстогамы, характеризуются послеполуденным взрывчатым и порционным цветение

Таким образом, мы здесь имеем определенную совокупность биолог ческих признаков, в известной степени подтверждающих правомернос выделения трех самостоятельных родов, включавшихся ранее в род *Brom* L. в широком смысле.

Как показали исследования, украинские виды *Zerna* по характеру цв тения и суточным ритмам не обнаружили заметных различий. В предел двух других родов рассматриваемой группы были установлены некотор различия между отдельными видами или группами видов по этим показ телям (Слюсаренко, 1968а, 1968б).

Новые данные были получены В. В. Тверетиновой при изучении хара тера цветения отдельных форм полиморфного вида *Festuca sulcata* Hac Установлено, что сизые и зеленые формы этого вида имеют одинаков продолжительность цветения в течение суток, но сизые формы зацвета на 1—2 часа раньше зеленых даже в том случае, если эти обе формы бы взяты в природе с одной пробной (геоботанической) площадки.

Ряд интересных данных о ритмах цветения украинских видов ро *Agrostis* L. были получены А. Г. Вовк (1966).

Проведенные исследования дают основание сделать вывод, что прис щие отдельным видам злаков суточные ритмы цветения, хотя и обнаруж вают некоторые отклонения, связанные с погодными условиями, являют характерными для данного вида и проявляют изменчивость лишь в опр деленных пределах. Поэтому суточные ритмы цветения во многих случа могут быть использованы как дополнительный таксономический призн при комплексном решении тех или иных спорных вопросов таксоном злаков.

Глубокое изучение суточных ритмов цветения может дать очень ценн материал не только для решения конкретных таксономических вопрос но и для выяснения механизмов и закономерностей микроэволюции в р стительном мире. Эта сторона вопроса затрагивается в очень интересн

работе А. Н. Пономарева и М. Б. Русаковой (1968), в которой высказывается предположение о роли суточной ритмики цветения в процессе симпатрического видообразования в семействе злаков.

Кариологические исследования

Число хромосом, их форма и размеры составляют комплекс кариологических признаков вида, имеющий большое значение в систематике растений.

Несмотря на уже проведенные обширные кариологические исследования как за границей, так и в нашей стране, многие аспекты этой проблемы остаются не решенными и в значительной степени спорными. Так, в частности, недостаточно выяснен вопрос о степени стабильности или изменчивости числа хромосом в пределах одного вида в связи с разнообразием условий, в которых встречаются особи и популяции данного вида в природе. Весьма спорным является также вопрос о таксономическом значении форм с разным числом хромосом в пределах одного вида.

В основу кариологических исследований в нашем коллективе было положено число хромосом как важный кариологический признак вида. Подсчет числа хромосом у дикорастущих злаков проводился в кончиках корешков проростков на давленых препаратах, соответствующим образом подготовленных по упрощенной методике, описанной в литературе.

Проведенные О. А. Петровой (1965, 1967, 1968а, 1968б) кариологические исследования дали возможность установить хромосомные числа для 111 видов дикорастущих злаков флоры УССР. При этом для 18 видов хромосомные числа были установлены впервые, у 10 видов определено новое хромосомное число, ранее для них не указывавшееся, а для остальных видов подтверждены уже известные в литературе данные.

Изучение числа хромосом у 34 широкоареальных полиморфных видов злаков, проведенное Петровой на большом и экологически разнородном материале, в большинстве случаев не обнаружило изменений в числе хромосом в связи с различиями в условиях произрастания вида. Это дает основание сделать вывод о том, что число хромосом является довольно устойчивым показателем комплекса кариологических признаков вида.

Проведенное другими сотрудниками кафедры изучение числа хромосом у видов *Agrostis* (А. Г. Вовк), *Zerna* и *Bromus* (Л. П. Слюсаренко) в сочетании с анатомо-морфологическими и эколого-биологическими исследованиями, касающимися отдельных представителей указанных родов, дало возможность решить ряд конкретных таксономических вопросов.

Краткие итоги критического пересмотра некоторых «новых» видов

Комплексное изучение живого и гербарного материала с применением различных методов позволило сделать определенные выводы, касающиеся отдельных «новых» и некоторых критических видов злаков украинской флоры. А. Г. Вовк (1965а, 1968а, 1968б) подтвердила правомерность описания двух видов полевицы (*Agrostis sabulicola* Klok. и *A. maeotica* Klok.), но пришла к выводу, что четыре других вида этого рода (*A. pseudoalba*, *A. zerovii*, *A. praticola* и *A. graniticola*) были описаны М. В. Клоковым (1950) без достаточных оснований. А. Г. Константинова (1966) изучала описанный Ю. Н. Прокудиным (1938) *Agropyron lavrenkoanum* Prokud. и не только подтвердила правомерность его описания, но и обнаружила новые, не учтенные ранее признаки этого вида. Л. П. Слюсаренко (1965) обнаружила несколько новых устойчивых признаков у крымского вида *Zerna cappadocica* (Boiss. et Bal.) Nevski — очень изменчивого в своих морфологических признаках, который раньше трудно определялся. Проведенное ею изучение образцов *Zerna riparia* (Rehm.) Nevski из южных районов Украины не дало каких-либо оснований для подтверждения

видовой самостоятельности Z. *heterophylla* Klok., описанного для Хомутов ской степи в «Определителе растений Украины» (1950 г.).

Интересные данные, касающиеся изменчивости крымской ксерофиль ной формы *Dactylis glomerata* L., были получены в исследованиях Е. Д. Ер моленко. Эта крымская форма в естественных условиях ее произрастани характеризуется очень компактной метелкой с укороченной (иногда почт отсутствующей) нижней веточкой соцветия и некоторыми другими приз наками ксероморфного характера. П. Н. Овчинников (Флора СССР 1934 г., II) принимал эту форму за особый вид — *D. woronowii* Ovcz. распространенный в Крыму, Закавказье и Средней Азии. В свое врем мы ее приводили для Крыма (Прокудин, 1951) как ксерофильную разно видность ежи сборной — var. *abbreviata* Drejer. После четырехлетнег произрастания на опытном участке у крымских образцов этой формы ис чезли многие ксероморфные черты и в том числе признаки, приводившиес в качестве видовых для *D. woronowii*.

Проведенные исследования позволили также уточнить ряд вопросов касающихся таксономической оценки отдельных видовых признако у видов *Festuca*, *Koeleria*, *Bromus*, *Anizantha*, *Poa* и других.

Заключение

Комплексное применение различных методов при решении конкретны таксономических вопросов оказалось весьма полезным, а изучение измен чивости признаков у многолетних злаков в процессе их индивидуальног развития на опытном участке было совершенно необходимым для оценк таксономического значения отдельных признаков. Такая проверка был крайне важна, ибо в ряде случаев недостаточно устойчивые признаки при нимались в качестве видовых при описании некоторыми систематикам по гербарному материалу некоторых «новых» видов. И если такие «видовые признаки существенно изменялись в новых условиях в течение жизн одной дерновины, то мы имели полное право не придавать им серьезног значения.

Исследования в таком плане позволяют дать определенный ответ н конкретные вопросы таксономического характера, но еще не дают мат риала для выяснения формообразовательных процессов, протекающи в природе, для раскрытия механизмов микроэволюции. Эти процессы сл дует изучать в последовательной серии поколений, возникающих посре ством семенного воспроизведения; при этом надо глубоко изучать влиян отдельных факторов среды как в естественной обстановке, так и в условия эксперимента, сочетая эти исследования с обстоятельным генетически анализом отдельных видов и их популяций. Это уже задача будущег

ЛИТЕРАТУРА

Авдулов Н. П. (1931). Карио-систематическое исследование семейства з ков. Тр. прикл. бот. генет. и селекц., прилож. 44-е. — Банникова В. А. (196 Некоторые вопросы биологии и экологии цветения и опыления злаков. Автореф. д серт. — Банникова В. А. (1964а). Порционное цветение ржи. Научн. до высш. школы, 2. — Банникова В. А. (1964б). О раскрывании цветков и уд нении тычиночных нитей у злаков. Бот. журн., 5. — Банникова В. А. (1964 О цветении луговых злаков. Уч. зап. Пермск. унив., 114. — Верниченко Ю. (1966). Про умови зростання польовиці скельної (*Agrostis rupestris* All.) в Українськ Карпатах. Укр. бот. журн., 5. — Верниченко Ю. В. (1968). Основные зако мерности вертикального распределения злаков в Украинских Карпатах. В сб.: Биол наука в университетах и пед. институтах Украины за 50 лет. — Вовк О. Г. (196 Про зростания в Українськоï РСР польовиці альпійськоï (*Agrostis alpina* Scop.). У бот. журн., 5. — Вовк А. Г. (1965а). Об украинских видах полевицы из цикла *Agr tis alba* s. lat. Вестн. Харьковск. унив., сер. биолог., 1. — Вовк А. Г. (1965б). А томические особенности листьев некоторых видов полевицы (*Agrostis* L.) Укра ской ССР. Научн. докл. высш. школы, Биолог. науки, 3. — Вовк О. Г. (1966). П строки та ритми цвітіння українських мітлиць (рід *Agrostis* L.). Укр. бот. журн., 4. — Вовк А. Г. (1968а). Полевицы (род *Agrostis* L.) украинской флоры. Анато морфологическое, эколого-биологическое и кариологическое исследование. Авто диссерт. — Вовк А. Г. (1968б). Итоги критического изучения полевиц (род *Agro*

L.) Украины. В сб.: Биологическая наука в университетах и пед. институтах Украины за 50 лет. — Калениченко М. Г. (1968). К биологии цветения украинских тонконогов (*Koeleria* Pers.). В сб.: Биологическая наука в университетах и пед. институтах Украины за 50 лет. — Клоков М. В. (1950). Новые украинские злаки. Бот. матер. гербария БИН АН СССР, 12. — Константинова А. Г. (1950). Анатомические особенности *Agropyron ponticum* Nevski в связи с условиями существования. Тр. Н.-и. инст. биологии и биолог. факульт. Харьковск. гос. унив., 13. — Константинова А. Г. (1960а). К эколого-биологическому изучению некоторых злаков песчаных террас Северного Донца. Тр. Н.-и. инст. биологии и биолог. факульт. Харьковск. гос. унив., 30. — Константінова А. Г. (1960б). Анатомічні особливості деяких видів р. Тонконіг (*Poa* L.) української флори. Укр. бот. журн., 1. — Константинова А. Г. (1963). К анатомии ковылей Украинской ССР. Тр. Н.-и. инст. биологии и биолог. факульт. Харьковск. гос. унив., 37. — Константінова А. Г. (1966). Про житняк Лавренка — *Agropyron lavrenkoanum* Prokudin. Укр. бот. журн., 4. — Константінова А. Г. (1968). Ключ до визначення українських костриць за анатомічними ознаками. Укр. бот. журн., 1. — Котов М. І. (1965). Нові види описані з флори УРСР на їх критичний перегляд. Укр. бот. журн., 2. — Петрова О. А. (1965). Полиплоидия у овсяницы — *Festuca sulcata* Hack. в связи с различиями условий произрастания. Бот. журн., 7. — Петрова О. А. (1967). Хромосомный комплекс некоторых видов рода *Elytrigia* Desv. флоры УССР. Научн. докл. высш. школы, Биолог. науки, 6. — Петрова О. А. (1968а). Хромосомное число вида в связи с условиями произрастания на материале некоторых злаков флоры УССР. Автореф. диссерт. — Петрова О. А. (1968б). Хромосомный состав некоторых видов злаков флоры УССР в связи с условиями произрастания. В сб.: Биологическая наука в университетах и пед. институтах Украины за 50 лет. — Пономарев А. Н. (1954). Экология цветения и опыления злаков и люцерны. Бот. журн., 5. — Пономарев А. Н. (1959). О биологической изоляции *Festuca sulcata* Hack. и *Festuca pseudovina* Hack. ДАН СССР, 127, 3. — Пономарев А. Н. (1960а). Экология цветения и опыления злаков. Научн. докл. высш. школы. Биолог. науки, 1. — Пономарев А. Н. (1960б). Суточный ритм и экология цветения и опыления костра безостого (*Bromus inermis* Leyss.). Научн. докл. высш. школы. Биолог. науки, 3. — Пономарев А. Н. (1960в). Изучение цветения и опыления растений. Полевая геоботаника, 2. — Пономарев А. Н. (1961). Клейстогамия у ковылей. Бот. журн., 9. — Пономарев А. Н. (1964). Цветение и опыление злаков. Уч. зап. Пермск. унив., 114. — Пономарев А. Н. и М. Б. Русакова. (1968). Суточная ритмика опыления и видообразование у злаков. Бот. журн., 10. — Пономарев А. Н. и Т. П. Турбачева. (1962). Взрывчатое и порционное цветение злаков. ДАН СССР, 146, 6. — Пояркова О. М. (1961). Про деякі карпатські види тонконога (*Poa* L.). Укр. бот. журн., 6.— Пояркова Е. Н. (1963а). Итоги критического изучения мятликов украинской флоры. Тр. Н.-и. инст. биологии и биолог. факульт. Харьковск. гос. унив., 37. — Пояркова О. М. (1963б). Про знаходження тонконога гібридного (*Poa hybrida* Gaud.) на Україні. Укр. бот. журн., 1. — Пояркова О. М. (1965а). Рід *Poa* L. В кн.: Визначник рослин України. — Пояркова Е. Н. (1965б). Новые виды мятлика из Крыма. Новости систематики высш. раст. — Пояркова Е. Н. (1966). Анатомическое строение листьев мятликов (*Poa* L.) флоры УССР. Бот. журн., 6. — Пояркова Е. Н. и И. Г. Куценко. (1965). Морфологическое строение проростков некоторых видов мятлика (*Poa* L.) на ранних этапах развития. Научн. докл. высш. школы. Биолог. науки, 3. — Прокудин Ю. Н. (1938). Пирії України. Тр. н.-досл. інст. бот. Харківськ. унів., 3. — Прокудин Ю. Н. (1948а). О новом крымском виде перловника и близких к нему видах. Тр. Гос. никитск. бот. сада, 25, 1/2. — Прокудин Ю. Н. (1948б). К вопросу об экологии и систематике крымского вида *Agropyron ponticum* Nevski. Тр. Гос. никитск. бот. сада, 25, 1/2. — Прокудин Ю. Н. (1950а). Новый вид овсеца из Крыма. Тр. Н.-и. инст. биолог. Харьковск. гос. унив., 13. — Прокудин Ю. Н. (1950б). Итоги критического изучения злаков крымской флоры. Тр. Н.-и. инст. биолог. Харьковск. гос. унив., 13. — Прокудин Ю. Н. (1951). Злаки. В кн. Е. В. Вульфа : Флора Крыма, 1, 4. — Прокудин Ю. Н. (1954а). Новый вид трясунки во флоре СССР. Бот. матер. гербария, 16. — Прокудин Ю. Н. (1954б). К систематике пыреев ряда *Junceae* Nevski. Бот. матер. гербария, БИН АН СССР, 16. — Прокудин Ю. Н. (1956). Дикорастущие злаки Крыма и проблема происхождения и развития крымской флоры. Тр. Н.-и. инст. биологии и биолог. факульт. Харьковск. гос. унив., 25. — Прокудин Ю. Н. (1961). По поводу видовой самостоятельности овсяницы крымской (*Festuca taurica* Kern.). Тр. Н.-и. инст. биологии и биолог. факульт. Харьковск. гос. унив., 30. — Прокудин Ю. Н. (1963). Об украинских песчаных видах тонконога из цикла *Koeleria glauca* s. l. Тр. Н.-и. инст. биологии и биолог. факульт. Харьковск. гос. унив., 37. — Прокудін Ю. М. (1965а). Попередні підсумки критичного вивчення злаків флори України. Матер. 3-го з''їзду Укр. бот. товариства. Київ. — Прокудін Ю. М. (1965б). Злакові — *Gramineae*. В кн.: Визначник рослин України. — Прокудін Ю. М. (1967а). Про критичний перегляд нових видів, описаних з флори УРСР. Укр. бот. журн., 2. — Прокудін Ю. М. (1967б). Про знаходження на Україні пирію пажитницевидного (*Elytrigia lolioides* [Kar. et Kir.] Nevski). Укр. бот. журн., 3. — Прокудин Ю. Н. (1968). О массовых тератологических изменениях в цветках пырея плевеловидного (*Elytrigia lolioides* [Kar. et Kir.] Nevski), впервые найденного на Украине. В сб.: Биологическая наука в университетах и пед. институтах Украины за 50 лет. — Прокудин Ю. Н. и Л. П. Слюсаренко. (1961). Некоторые

данные о приживаемости многолетних злаков в условиях Харьковского ботаническ сада. Тр. Н.-и. инст. биологии и биолог. факульт. Харьковск. гос. унив., 30. Рожевиц Р. Ю. (1937). Злаки. — Рожевиц Р. Ю. (1946). Система злаков в св: с их эволюцией. В сб. научн. работ, выполненных в Ленинграде за три года Вели: Отечественной войны. (1941—1943). — Слюсаренко Л. П. (1957). Злаки рес бликанского лесного заказника «Печенеги». Тезисы студ. научн. конф. Харьков унив. — Слюсаренко Л. П. (1963а). О произрастании в Украинской ССР зер прямой (*Zerna erecta* [Huds.] Panz.) Тр. Н.-и. инст. биологии и биолог. факульт. Ха ковск. гос. унив., 37. — Слюсаренко Л. П. (1963б). Об украинских ковылях цикла *Stipa joannis* Čel. Тр. Н.-и. инст. биологии и биолог. факульт. Харьковск. г унив., 37. — Слюсаренко Л. П. (1963в). Про тимофіївку гірську (*Phle montanum* C. Koch) і близькі до неї види української флори. Укр. бот. журн., Слюсаренко Л. П. (1965). Стоколос — *Zerna* Panz. Бромус — *Bromus* L. Визн ник рослин України. — Слюсаренко Л. П. (1968а). Про строки та ритми г тіння деяких українських видів стоколоса (рід *Zerna* Panz.). Укр. бот. журн., 4. Слюсаренко Л. П. (1968б). Некоторые данные о цветении трех однолетних ви, украинских костров (род *Bromus* L.). Научн. докл. высш. школы, Биолог. науки, 2. Тверетинова В. В. (1968). О сроках и ритмах цветения овсяницы бороздча' (*Festuca sulcata* Hack.). В сб.: Биологическая наука в университетах и пед. институ' Украины за 50 лет. — Brown W. V. (1958). Leaf anatomy in Grass systematica. B Gaz., 119, 3. — Brown W. V. (1961). Grass leaf anatomy: its use in systematic. Rec Advances in Bot., 1. — Duval-Jouve J. (1875). Histotaxie des feuilles de Gra nées. Ann. Soc. Nat., ser. 16, 1. — Jacques-Felix H. (1958). Notes sur Graminées d'Afrique tropicale structure foliaire, écologie et systematique. Journ. ag trop. et bot. appliq., 5, 12. — Majumdar R. (1963). Importance of anatomy in classification of the Grasses. Bull. Bot. Soc. Bengal., 17, 1—2. — Metcalfe Ch. (1960). Anatomy of the monocotyledons. I. *Gramineae*. — Prat H. (1961). Emblo des caracteres epidermiques dans la classification des Graminées. Recent Advances Bot., 1. — Vukolov V. A. (1929). Srovnàvaci anatomie cepelů československ drunoů lipnic. Sbornic čsl. Akademie Zemědělski.

Харьковский государственный университет. (Получено 10 VI 1969).

SUMMARY

As a result of a critical revision of certain groups of wild grasses indigenous to t Ukraine involving a complex use of different methods some new data were obtained c cerning the specific morphological features, anatomical structures, chromosome set a biology of the species studied. The behaviour of separate characters under changing e vironmental conditions was studied. A conclusion was drawn about the possibility of usi the diurnal flowering rhythms of grasses as an additional taxonomic characteristic. T study of the chromosome number in the samples of the same species taken from differ environmental conditions has shown a perfect stability of this characteristic and th confirmed its high diagnostic value.

УДК 575+582 : 581.15

И. Т. Васильченко

О ГЕНЕТИЧЕСКОЙ И ТАКСОНОМИЧЕСКОЙ ЗНАЧИМОСТИ МОДИФИКАЦИЙ У РАСТЕНИЙ

I. T. VASSILCZENKO. ON THE GENETIC AND TAXONOMIC SIGNIFICANCE OF MODIFICATIONS IN PLANTS

Модификациями называются, как известно, ненаследственные изменения организмов, возникающие под воздействием среды. В таксономии модификации более или менее соответствует понятие «форма» (в трактовке В. Л. Комарова, 1944).

Биологи, подходившие к изучению конкретных явлений в интересующей нас области, не могли не заметить, что нередко здесь наблюдается удивительный параллелизм ненаследственной (модификационной) и наследственной (мутационной) изменчивости. Иначе говоря, наблюдаемая модификация и сходная с нею мутация как бы копируют друг друга: с одной стороны, модификация является фенотипической копией (фенокопией) известной, реально существующей мутации, с другой — данная мутация представляет собою генотипическую копию (генокопию) сходной с ней модификации.

Примеры такого параллелизма модификаций и мутаций нередко приводились как доказательство наследования «приобретенных» признаков, т. е. считалось, что изменения в фенотипе должны вызывать соответствующую (адекватную) реакцию и в половых клетках и, следовательно, привести к направленному изменению наследственных свойств организма.

Однако это положение дальнейшими исследованиями не подтвердилось. Вопрос этот оказался гораздо более сложным, чем считали как сторонники наследования приобретенных признаков, так и исследователи, полностью отрицавшие какую бы то ни было роль модификаций в эволюции растений. В настоящее время имеется два направления в области изучения интересующего нас вопроса. Видным представителем одного из них является Н. П. Дубинин, а другого — И. И. Шмальгаузен.

Н. П. Дубинин в своей капитальной монографии (1966) дает развернутую картину истории этого вопроса. Он пишет, что если одно время ненаследственная (модификационная) изменчивость мало интересовала биологов, то последующие исследования индивидуальной реакции организмов на влияние внешних факторов среды значительно усложнили проблему и привели к современному учению об адаптивных модификациях. Причем здесь основное значение приобрели вопросы: 1) о параллелизме наследственной и ненаследственной изменчивости и 2) об исторической замене внешних факторов развития внутренними. Эти вопросы издавна привлекали к себе внимание естествоиспытателей. Еще в конце прошлого века Осборн (Osborn, 1896, — цит. по: Дубинин, 1966), а затем Болдуин (Baldwin, 1902) писали о том, что при наличии адаптивных модификаций происходит естественный отбор совпадающих наследственных вариаций, накапливающихся одновременно с аналогичными модификациями.

Позднее бурное развитие генетики отодвинуло эти вопросы, и они бы: основательно забыты. И лишь в новое время после появления раб В. С. Кирпичникова (1935, 1940), Е. И. Лукина (1936, 1940, 1942) и ря другиx авторов вопрос о роли адаптивных модификаций в эволюции вно привлек самое пристальное внимание биологов. В особенности больш интерес вызвало учение И. И. Шмальгаузена (1946, 1968) о стабилизиру щем отборе, где адаптивным модификациям (при изменении услов среды), придается роль «щита», под покровом которого идет перестрой генотипа путем процесса «совпадающего отбора». Здесь модификаци по идее Шмальгаузена, и являются как бы индикаторами, указывающи и определяющими направление эволюционного процесса (в данных усл виях). На известном переходном этапе в данном случае будут одновремен сосуществовать и новая модификация, и формирующийся под действи отбора соответствующий генотип, который в конечном счете полност заменит модификацию.

Эти положения Шмальгаузена вызывают возражения со стороны ря генетиков. Так, Дубинин (1966) считает, что, поскольку адаптивные мод фикации являются одним из проявлений «старого» генотипа, они не мог служить для построения новых организмов, так как «новое» рождает только путем отрицания «старого». Он также отмечает, что факт пара лелизма ненаследственных и наследственных изменений является ли поверхностным и не имеет удовлетворительного генетического толковани Дубинин считает, что эволюция идет путем прямого отбора неопределе ных наследственных вариаций и объяснение ее не нуждается в вышеук занных построениях, связанных с адаптивными модификациями. Ра смотрим эти критические замечания Дубинина. Прежде всего отметим, ч примеры, которые должны были бы, по мысли авторов, их приводящи иллюстрировать отсутствие какой-либо роли адаптивных модификац в эволюции растений, крайне скудны и сомнительны. Дубинин (196 например, ссылается на известные опыты Клаузена, Кека и Хизи (Claus и др., 1940) и пишет, что ни в одном случае экотипы, изучавшиеся эти исследователями, не были модификациями, приводящими к адаптаци к условиям окружающей среды, а возникали на базе прямого отбора мут ций без каких-либо элементов закрепления модификаций путем совпада щего отбора.

Эти высказывания Дубинина нуждаются в коррективах. О. В. Зале ский (1947), детально осветивший исследования названных выше автор и высоко оценивший широкую организацию этой интересной работы, с по ным основанием писал о серьезных методологических дефектах, допуще ных Клаузеном, Кеком и Хизи (равно как и рядом их предшественнико Эти опыты были проведены с клонами многолетних вегетативно размн жаемых растений, в силу чего из поля зрения исследователей выпал проце индивидуального развития растительных организмов, имеющий ка динальное значение для правильного понимания интересующих нас в просов. Ведь после того как И. В. Мичурин в 1903 г. сформулировал пол жение о том, что «... всякое растение имеет способность изменяться в свое строении, приспособляясь к новой среде, лишь в ранних стадиях свое существования» (1948, IV: 46), подтвержденное Клебсом (Klebs, 1903 а затем Гебелем (Goebel, 1913), а Дильс (Diels, 1906) опубликовал сво замечательную сводку о явлениях неотении у растений — всякие попыт изучения модификаций вне процессов онтогенеза следует считать ма эффективными и методологически неудовлетворительными. Поэтому вывод Клаузена, Кека и Хизи (1940) о том, что «... экотипы, как прави оказываются неспособными давать модификации в условиях, очень не хожих на их естественное окружение» нуждается в более обстоятельн доказательствах. Кроме того, основным условием всяких эксперимент а в особенности подобных тем, которые проводили названные выше и следователи, является точное определение таксономического положен изучаемых объектов. Клаузен, Кек и Хизи оперировали с «ценовидам «эковидами», «экотипами», что запутало картину систематического с

става подопытных растений. Это ясно показал Заленский (1947), сделавший попытку разобраться в таксономическом значении экологических терминов этих исследователей. Здесь также уместно отметить, что всякий растительный организм способен отвечать адаптивными модификациями на воздействие внешних условий только в границах его исторически сложившейся организации, в определенных условиях среды и в определенные периоды онтогенеза. Если нет условий для проявления модификаций — они и не развиваются. В экспериментах Клаузена, Кека и Хизи не нашли также отражения фитоценотические условия обитания изучавшихся ими видов и процессы развития подопытных растений. Все это накладывает печать известной ограниченности на их исследования, в особенности там (что опять-таки справедливо отмечает Заленский), где дело касается явлений модификационной изменчивости.

Более скромными по организации, но значительно более интересными для нас являются работы Б. А. Келлера (1948), а в особенности Н. Т. Нечаевой (1950). Нечаева обратила внимание на довольно распространенное у представителей сем. Крестоцветных (видов рода *Streptoloma*, *Malcolmia* и других) явление — различную степень зубчатости листьев у растений одного и того же вида. Оказалось, что при наиболее благоприятных метеорологических и прочих условиях, у *Streptoloma desertorum* всегда развиваются формы с рассеченными листьями, а появление форм с цельными и цельнокрайными листьями — результат влияния неблагоприятных условий (позднее прорастание семян, укороченный период вегетации и т. п.). Здесь форма с рассеченными листьями, как правило, озимая, развивающаяся в условиях влажной и благоприятной для растений осени, зимы и весны, форма, наиболее долго вегетирующая. Форма также крупная, но с цельнокрайными листьями — яровая, развивающаяся в неблагоприятных осенне-зимних условиях, но при благоприятной весне; это форма — раннеяровая. Наконец, форма мелкая, угнетенная, с мелкими цельными и цельнокрайными листьями — позднеяровая, развивающаяся в условиях неблагоприятной не только осенне-зимней, но и весенней обстановки (поздняя сухая весна и т. д.). Эта форма подвергается преждевременному губительному влиянию наступающего засушливого периода и укорачивает свою вегетацию, «торопится» воспроизвести семена в ущерб своему вегетативному развитию. Есть основание полагать, что если бы эти формы попали в соответствующие им постоянные климатические условия, то дальнейшая их эволюция (которая привела бы к перестройке генотипа) протекала бы именно при наличии вышеописанных модификаций, как бы под «покровом» этих модификаций. Эти формы, наблюдавшиеся Нечаевой, можно отнести к категории «определенной» или «групповой» изменчивости Дарвина (1937) и др. Поскольку у видов, изучавшихся Нечаевой в ювенильной фазе, наблюдаются цельнокрайные листья, позднее обычно сменяющиеся зубчатыми, мы можем считать, что у описанных ею второй и третьей форм *Streptoloma desertorum* листья ювенильной фазы как бы распространяются на все растение, вплоть до цветения и плодоношения последнего, т. е. здесь мы имеем дело с модификациями адаптивного и одновременно неотенического характера. Как раз при подобного рода явлениях особенно ярко выступает параллелизм наследственной и ненаследственной изменчивости. Так, например, по сведениям, приводимым Дильсом (Diels, 1906), у филлодийных акаций в условиях повышенного увлажнения и затенения развиваются неотенические модификации — формы, длительно воспроизводящие перистые листья ювенильного характера. В то же время известен вид акации *Acacia insolita* Pritz. (из группы тех же филлодийных видов), который даже зацветает при наличии только перистых листьев ювенильного характера. Дильс рассматривает *A. insolita* как позднейшее видоизменение филлодийного типа, связанное с более влажной областью Австралии (горные леса Black-Wood-River, где выпадает 800 мм осадков в год). В. Л. Комаров (1934) описал замечательную модификацию *Juniperus turkestanica* под названием *J. turkestanica* var. *squarrosa*, встречающуюся в субальпийском поясе у верхней границы древесной растительности

в горах Средней Азии. Как позднее показал И. Г. Серебряков (1954) эта разновидность оказалась ювенильной формой (неотенической модифи кацией) *J. turkestanica*, у которой ювенильная игловидная хвоя сохра няется до 8—12 лет, а иногда и позднее. В то же время в горных района Средней Азии встречаются виды *Juniperus*, обладающие и во взросло состоянии игловидной хвоей (как например *J. sibirica* Burgsd.). Нет необ ходимости перечислять здесь многочисленные аналогичные факты, он приведены в сводке Дильса (1906), в нашей работе (Васильченко, 1965 и ряде других публикаций. О параллелизме модификаций и наследствен ных изменений растительных организмов писал Турессон (Turesson, 1922а 1922б, 1925, и др.), а у нас М. А. Розанова (1926). Розанова изучала вид *Ranunculus*, в частности, выращивая их из семян (чему мы придаем особен ное значение). При этом она установила, что подчас модификации и наслед ственные вариации у лютиков бывают до такой степени сходными, ч можно говорить даже об их тождественности (если руководствоваться конечно, только морфологическими признаками). И здесь, по справедл вому замечанию Турессона и Розановой, только тщательно проведенн эксперимент может показать точно, с чем мы имеем дело. На это же ук зывал и Комаров (1944 : 116), отмечая, что «. . . культура для провер истинного значения систематических единиц — могучее средство».

Таким образом, именно ранневозрастные адаптивные модификац приобретают известное эволюционное значение в связи с пластичност и меньшей специализированностью растений в ювенильный период и жизни, в силу более «общего» характера всей их организации. В этот п риод легче всего происходит модификационная перестройка организм

Дубинин пишет о «поверхностном» сходстве модификаций и мутаци Однако здесь дискуссионным остается вопрос: до какой степени «повер ностным» является это сходство? Можно с уверенностью сказать, что в ада тивных модификациях внешнее изменение фенотипа коррелирует и с мн гими внутренними изменениями растительного организма, которые, во можно, также «копируются» аналогичными мутациями. Эта мысль хоро выражена М. Е. Лобашевым (1967 : 570), который указывает: «Органи в ходе индивидуального развития представляет собою целостную, не лимую рабочую систему. В онтогенезе нельзя изменить какую-либо од функцию (реакцию) и элементарную структуру без того, чтобы при эт не затронуть всю систему, которая складывается из последовательн строго регламентированных, морфо-физиологических процессов». Шма гаузен (1946, 1968), освещая роль адаптивных модификаций, прида крайне важное значение именно не внешним проявлениям этих модиф каций, а связанному с ними изменению жизнедеятельности организ он подчеркивает, что все модификации основываются на жизненных фу циях организма и являются по существу физиологическими. Мы полага что еще лучше называть их морфобиологическими модификациями.

Адаптивные модификации, как принято считать, являются лишь про лением одной из способностей (актуальной в данных условиях) «моди кационного полиморфизма», записанного в данной («старой») генетическ основе организма. Однако Шмальгаузен (1968) указывает, что, посколь этими модификациями охватываются и внутренние физиологические п цессы, здесь должны возникать и функциональные изменения (модифи ции). А на базе этих функциональных модификаций «. . . могут возник и совершенно новые приспособления, могут выявляться новые част реакции, дающие действительно новое не только количественно, но качественно новое «оформление» приспособляющемуся организму. В фу циональных модификациях возникают новые нормы, идет функционал перестройка организма и причем идет она очень быстро — в тече одного онтогенеза. На основе изменения функций возникают и но модификации, которые являются ведущими в дальнейшей более медлен наследственной перестройке организации в процессе стабилизирую отбора» (Шмальгаузен, 1969 : 309). Таким образом, здесь отбор в це носит не только стабилизирующий, но и реконструктивный харак

Дубинин также пишет о том, что удовлетворительного генетического толкования эволюционного значения модификаций не существует. Однако такого анализа не существует и по ряду других крупных вопросов наследственности и изменчивости, как например анализа цитоплазматической наследственности, которая, возможно, играет известную роль в интересующей нас области. Джинкс (1966 : 134), например, указывает, что «. . . некоторые часто наблюдаемые типы наследования нельзя объяснить законами хромосомной наследственности, а потому в основе их должен лежать какой-то нехромосомный механизм». «В растительном мире, — пишет Джинкс, — нередко можно наблюдать такие различия между разновидностями и видами, которые определяются плазмоном.[1] Они были обнаружены у разновидностей *Epilobium hirsutum*, произрастающих в различных географических районах, и у различных видов таких родов, как *Epilobium*, *Cirsium*, *Streptocarpus*, *Oenothera*, *Fumaria* и др.» (цит. соч.: 271). В особенности большую роль Джинкс отводит плазмону в построении фенотипа растительного организма. К сожалению, вопросы цитоплазматической наследственности остаются почти неизученными. М. Е. Лобашев (1967) в своей книге, в разделе «Генетический анализ цитоплазматической наследственности» указывает, что здесь мы пока знаем еще очень мало, и что «В поисках метода проведения генетического анализа цитоплазматической наследственности, по-видимому, следует отказаться от исходного предположения, что механизмы ядерной и цитоплазматической наследственности могут быть тождественны» (цит. соч.: 544).

Таким образом, если бы мы подошли к генетическому анализу эволюционной значимости модификаций на такой расширенной основе, т. е. с учетом и хромосомного и нехромосомного типов наследования (взаимно, конечно, связанных), мы возможно достигли бы большей ясности в этом вопросе.

Лобашев (1967), не разделяя целиком взглядов Шмальгаузена на эволюционное значение адаптивных модификаций, тем не менее считает, что «. . . изучение фенокопий имеет важное значение как для понимания действия гена, так и для исследования механизма эволюции. Возникновение фенокопий под влиянием внешних агентов может указывать на то, что мутантные гены вызывают блокирование или изменение тех же процессов, на которые влияет агент, и в те же периоды развития, в которые удается получить фенокопии. Таким образом, получение фенокопий служит одним из методов изучения действия гена» (цит. соч.: 574).

Таким образом, теория стабилизирующего отбора, развивающая идеи об известном значении модификаций в эволюции, с нашей точки зрения заслуживает большого внимания. При этом, как справедливо пишет Н. П. Дубинин, эта теория не имеет ничего общего ни с теорией наследования приобретенных признаков, ни с положением об изначальной целесообразности реакций организмов на воздействия внешней среды и лежит в плоскости учения Дарвина. Она рассматривает лишь частные случаи изменения растительных организмов в определенных условиях резко изменяющейся внешней среды и нисколько не снимает более общего явления — отбора неопределенных наследственных вариаций.

Остановимся на таксономическом значении модификаций. Падение интереса к ним со стороны систематиков было обусловлено ошибочным мнением об отсутствии какой бы то ни было связи между модификациями и наследственной основой растительного организма. Однако в настоящее время генетики, да и систематики, пришли к заключению, что модификации также в известном смысле наследственны, так как они «записаны» в генетическом коде данного организма (генетически детерминированы), хотя и проявляются только при определенных модифицирующих условиях. Янкович (Janković, 1962) сделал много наблюдений в этой области над видами *Quercus*, *Trapa*, *Glechoma*, *Ajuga* и другими. Он установил, напри-

[1] Плазмон — это наследственные факторы, локализованные в цитоплазме (см. Лобашев, 1967).

мер, что при выращивании растений *Trapa longicarpa* в неблагоприят условиях появляется определенная модификация, обозначаемая как «fo praelongicornis». В то же время *T. brevicarpa* в этих же условиях воспр водит особую, специфическую для этого вида модификацию «forma crucia При нормальных условиях эти модификации исчезают и каждый вид вивается в обычных (типичных) формах, сохраняя, однако, в своем г типе способность к воспроизводству специфических модификаций. Ана гичные явления Янкович наблюдал и в экспериментах с другими наз ными выше растениями. Отсюда можно сделать и такой вывод: раз о деленные модификации являются характерными для определенных ви они должны учитываться при характеристике видов. Это избавило систематиков от, к сожалению, нередких ошибок, когда модифика описывались (и описываются) как виды, а виды относились к модиф циям.

Таково таксономическое значение модификаций. При этом не сле также упускать из виду явление параллелизма в модификациях у б ких видов и родов. Так, например, модификации, выражающиеся в чатости (или цельнокрайности) листьев, свойственны едва ли не родам сем. Крестоцветных.

В заключение мы считаем необходимым еще раз обратить внимание б ников на необходимость углубленного изучения модификаций у расте в особенности параллелизма модификаций с наследственными изменени растительных организмов. Это изучение, с нашей точки зрения, б особенно плодотворным, если оно будет организовано не только в л раторных, но и в полевых условиях, путем анализа естественных п ляций видов. Закончим изложение словами Лобашева (1969 : 162): ряду с твердо установленными законами наследственной изменчив в этой проблеме остается много загадочного и просто неизвестно

Выводы

1. Адаптивные модификации представляют собою одно из интерес ших явлений в растительном мире.

2. Ботаники часто ограничиваются изучением внешнего проявле этих модификаций, в то время как последние коррелируют с внутрен изменениями растительного организма (изменениями физиологически функциональными) и носят морфобиологический (в широком смы характер.

3. Во многих случаях у растений наблюдается замечательное явл параллелизма ненаследственной (модификационной) и наследстве (мутационной) изменчивости. При этом модификации как бы опере и в известном смысле «определяют» аналогичные мутации.

4. При адаптивных модификациях (имеющих место при определе изменениях внешней среды) быстро (в течение одного онтогенеза!) созда такая «временная» организация растительного организма, при кот последний становится способным существовать в этих изменивш условиях («реконструктивная» фаза отбора). Далее (согласно конце И. И. Шмальгаузена) идет более медленная перестройка наследстве основы организма путем стабилизирующего отбора («стабилизирую фаза отбора) в полезных для вида формах «временной организа

5. Эта перестройка генотипа связана с функциональными изменен организма, могущими возникать в процессе адаптивных модифика Полезное «старое» (временная организация, способность к возникнов которой была записана в старом генотипе вида) здесь оказывается занным с «новым» и используется растением при построении нового организмов.

6. Таксономическая значимость модификаций заключается в том, определенные модификации свойственны определенным видам и до учитываться при характеристике и сопоставлении видов.

7. Изучение адаптивных модификаций в свете их эволюционного значения составляет одну из очередных задач разработки эволюционной теории. Причем это изучение должно быть организовано не только в лаборатории (что также является обязательным!), но и в полевых условиях, в районах с «крайним», контрастным выражением влияния факторов внешней среды на растительный организм. По признанию многих биологов наиболее подходящими природными лабораториями для этих целей являются горные области, в особенности там, где последние контактируют с аридными территориями.

ЛИТЕРАТУРА

Васильченко И. Т. (1965). Неотенические изменения у растений. — Дарвин Ч. (1937). Происхождение видов. — Джинкс Д. (1966). Нехромосомная наследственность. — Дубинин Н. П. (1966). Эволюция популяций и радиация. — Заленский О. В. (1947). К вопросу об экспериментальном изучении вида у высших растений. Бот. журн., 5. — Келлер Б. А. (1948). Основы эволюции растений. — Кирпичников В. С. (1935). Роль ненаследственной изменчивости в процессе естественного отбора. Биолог. журн., 4, 5. — Кирпичников В. С. (1940). Значение приспособительных модификаций в эволюции. Журн. общ. биолог., 1, 1. — Комаров В. Л. (1934). Род Можжевельник — *Juniperus* L. Флора СССР, 1. — Комаров В. Л. (1944). Учение о виде у растений. — Лобашев М. Е. (1967). Генетика. Изд. 2-е. — Лобашев М. Е. (1969). Что такое генетика. — Лукин Е. И. (1936). О параллелизме наследственной и ненаследственной изменчивости. Уч. зап. Харьковск. унив., 6. — Лукин Е. И. (1940). Дарвинизм и географические закономерности в изменении организмов. — Лукин Е. И. (1942). Адаптивные ненаследственные изменения организмов и их судьба в эволюции. Журн. общ. биолог., 3, 4. — Мичурин И. В. (1948). Сочинения, 1—4. — Нечаева Н. Т. (1950). Динамика растительности Кара-Кумов под влиянием выпаса. — Правдин Ф. Н. (1968). Дарвинизм. — Розанова М. А. (1926). О параллелизме модификаций и наследственных вариаций. Бот. журн., 1—2. — Серебряков И. Г. (1954). О морфогенезе жизненной формы стланца. Бюлл. Моск. общ. исп. природы, сер. биолог., 5. — Шмальгаузен И. И. (1946). Факторы эволюции. Изд. 1-е. — Шмальгаузен И. И. (1968). Факторы эволюции. Изд. 2-е. — Baldwin I. M. (1902). Development and evolution. — Clausen I., D. D. Keck a. W. M. Hiesey. (1940). Experimental Studies on the Nature of Species. Carneg. Inst. Bull. n° 520. — Diels L. (1906). Jugendformen und Blütenreife im Pflanzenreich. — Goebel K. (1913). Pflanzenbiologische Schilderungen. — Janković M. M. (1962). Modifikationen und deren Bedeutung in der Taxonomie der Pflanzen. — Klebs G. (1903). Willkürliche Entwicklungsänderungen bei Pflanzen. — Turesson G. (1922a). The species and the variety as ecological units. Hereditas, 3. — Turesson G. (1922б). The genotypical response of the plant species to the habitat. Hereditas, 3. — Turesson G. (1925). The plant species in relation to habitat and climate. Hereditas, 6.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 22 V 1969).

SUMMARY

The problem of the parallelism of non-hereditary (modifications) and hereditary variations (mutations) is discussed. Examples are given supporting I. I. Schmalhausen's concept of stabilizing selection in which modifications are assigned an important role in certain particular cases of evolutionary transformations of plants. The taxonomic significance of modifications is that they are ciphered (as the norm of reaction) in the hereditary code of plant organism and should be taken into consideration by taxonomists in their studies of intraspecific variation in plants.

УДК 575.12 : 58 : 576.1

П. М. Жуковский

СПОНТАННАЯ И ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ ИНТРОГРЕССИЯ У РАСТЕНИЙ, ЕЕ ЗНАЧЕНИЕ В ЭВОЛЮЦИИ И ДЛЯ СЕЛЕКЦИИ[1]

P. M. ZHUKOVSKY. SPONTANEOUS AND EXPERIMENTALLY INDUCED INTROGRESSION IN PLANTS, ITS SIGNIFICANCE FOR EVOLUTION AND BREETING

Известно, что эволюция растений совершается на основе мутаций, гибридизации, полиплоидии, транслокаций, инверсий и других генетических изменений. Это свойственно семенным растениям, теломофитам и грибам. Апомиксис, хотя и имеет широкое распространение в природе, но отсутствие мейоза и сегрегации хромосом делает его лишь сателлитом эволюции семенных растений.

Интрогрессия есть особый тип гибридизации, при которой в течение длительного времени периодически повторяется спонтанное проникновение генетического материала из одного рода или вида в другой, через неполностью изолирующий их барьер. Такая гибридизация протекает успешнее, если интрогрессии сопутствуют спонтанные беккроссы. Это установлено, например, для таких родов, как *Zea* и *Euchlaena* или для различных видов *Rosa* и др. Так, в роде *Rosa* обнаружены спонтанные гибриды *R. canina* ×*R. rubiginosa*, среди которых были формы на 80% *R. rubiginosa* и на 20% *R. canina*, и наоборот — на 80% *R. canina* и на 20% *R. rubiginosa*. Это свидетельствует о спонтанных беккроссах.

Мы знаем, сколь широко распространены изолирующие барьеры, препятствующие обмену генами. Они действуют на разных фазах онтогенеза гибридного организма. Такие барьеры бывают соматическими и гаметными. Действие последних может проявляться на рыльце, в столбике или в семяпочке. Не все гермафродитные особи обладают структурными (механическими) или физиологическими барьерами, препятствующими неродственным скрещиваниям. Почти все автогамные растения, как показал Густафссон (1968), подвергаются ауткроссингам, несмотря на то что потенциально самооплодотворение свойственно всем обоеполым организмам и реализуется во многих случаях.

Несмотря на изолирующие барьеры, интрогрессия служит могучим фактором эволюции. Некоторые классики ботаники считали гибридизацию основным фактором эволюции. М. Г. Попов (1928) в статье «Гибридизационные явления в природе и значение их для эволюции» писал: «Эти процессы создают новые виды, формы и расы, и деформируют старые, т. е. они играют роль в трансформации растительного мира». Он считал, что род *Cicer* произошел от скрещивания *Vicia*×*Genista*; описал межродовые гибриды *Papaver*×*Roemeria*, *Eremostachys*×*Marrubium*, и многие другие. Попов доказал, что ферганская слива *Prunus ferganica* Lincz. произошла от спонтанного скрещивания *Amygdalus ulmifolia*×*Prunus cerasifera*. Правда, он был экстремистом в проблеме эволюции путем гибридизации.

[1] Настоящая статья представляет несколько расширенный доклад на IV Делегатском съезде ВБО в Тбилиси 7 октября 1969 г.

Так, происхождение *Angiospermae* он считал следствием спонтанного скрещивания *Bennettitales* (лиственного типа) с *Chlamydospermales* (аурикулярным типом).

В результате спонтанной интрогрессии возникло много культурных растений мирового значения. Наиболее ярким примером явилось возникновение тетраплоидных (2n=28) и гексаплоидных (2n=42) высокоурожайных видов пшеницы. Установлено, что тетраплоидные пшеницы (куда входит и твердая пшеница *Triticum durum*) возникли несколько тысяч лет назад от спонтанного скрещивания дикой или культурной однозернянки (*T. thaoudar* или *T. boeoticum*) с диплоидным видом эгилопса (*Aegilops speltoides*) с последующим спонтанным удвоением хромосом. И сейчас в горной дуге Загроса и Тавра (в Передней Азии) Зохари (Zohary и др., 1969) наблюдал массовую интрогрессию зародышевых плазм *Aegilops speltoides*, засоряющего травостои дикой однозернянки. Эволюционный и практически важный, для селекции прогресс кукурузы — результат неоднократной интрогрессии зародышевых плазм теосинте (*Euchlaena mexicana*) и видов *Tripsacum*, обогативших хромосомы первичных типов *Zea* гетерохроматиновыми узелками («кнобами») и обусловивших разрастание и отвердение стержней початков.

Интрогрессия часто дает эволюционный эффект лишь после спонтанного (или экспериментального) удвоения хромосом в F_1. Таким именно путем возникли спонтанно тетра- и гексаплоидные пшеницы, культурные длинно- и средневолокнистые виды хлопчатника (*Gossypium barbadense*=*G. vitifolium* и *G. hirsutum*); табак (*Nicotiana tabacum*) и махорка (*N. rustica*), горчица (*Brassica juncea*), рапс (*B. napus* ssp. *oleifera*), абиссинская горчица (*B. carinata*), дикий вид *Galeopsis tetrahit* и др. Искусственно созданы и введены в практику весьма перспективные морозостойкие пшенично-ржаные амфидиплоиды (*Triticale*). Экспериментально таким путем были получены *Raphanobrassica* (Г. Д. Карпеченко), *Prunus domestica* (В. А. Рыбина) и др. Но и на диплоидном уровне спонтанная интрогрессия дает фертильные отдаленные гибриды; таковы, например, дикий *Sorbocotoneaster*, дикий *Cerapadus*, культурные миндале-персики, ферганская слива, яблоне-айвовые гибриды.

Недавно В. А. Шутилов (1968) опубликовал статью о спонтанной интрогрессии среди кавказских видов дуба. Им установлены интрогрессивные гибриды *Quercus robur*×*Qu. hartvissiana* и *Qu. robur*×*Qu. pubescens*. В Аргентине получило широкое распространение производство бумаги из древесины интрогрессивных гибридов ивы *Salix humboldtiana*×*S. babylonica*. Н. Н. Кецховели, изучая барбарисы и пеоны Грузии, установил спонтанно-интрогрессивные гибриды *Berberis iberica*×*B. vulgaris* и *Paeonia tenuifolia*×*P. caucasica*. Этот гибрид пеона оказался высокофертильным и выделен автором в самостоятельный вид *Paeonia mirco*.

Различным семействам покрытосеменных свойствен разный уровень межродовой и межвидовой совместимости и несовместимости. Помимо этого, эволюция родов и видов на континентах восточного и западного полушарий нередко обусловливает их статус совместимости или несовместимости. Множество американских видов *Lupinus* легко взаимно скрещивается, но они не скрещиваются со средиземноморскими видами. Никто не видел и спонтанного гибрида между средиземноморскими видами. В Северной Америке обитает более 50 диких видов *Helianthus*; они легко спонтанно скрещиваются, но при этом однолетние с однолетними, а многолетние с многолетними. Это очень распространенное явление в штатах Огайо, Айова, Миссисипи и др. Обнаружены и спонтанные беккроссы. Экспериментально Г. В. Пустовойт удалось получить интрогрессивный гибрид *Helianthus tuberosus*×*H. annuus*.

Хокс (Hawkes, 1962) доказал, что в клубненосной богатой видами секции *Tuberarium* в Южной Америке спонтанная межвидовая интрогрессия — обычное явление. Она привела к возникновению видов *Solanum stenotomum*, *S. juzepczukii*, *S. miccodontum* и др.

Поистине необозрима межвидовая и межродовая интрогрессия в подсем. *Aurantioideae*, особенно в роде *Citrus*. Танака (Tanaka, 1966а, 1966б) всю жизнь посвятил критическому пересмотру *Aurantioideae*, он объездил земной шар и описал 144 вида рода *Citrus*, а ныне, находясь уже в преклонном возрасте, после острой дискуссии, довел число видов до 157. Правда, половая интрогрессия в этом роде сопровождалась (и ныне сопровождается) большим числом спортивных (почковых) мутаций.

И до последних работ Танака мы знали, что можно сохранять фертильные межвидовые гибриды, комбинирующие в себе зародышевые плазмы, т. е. генные блоки 3—5 и более видов, например в роде *Vitis*. Но род *Citrus* в этом отношении представляет разительный пример. Знаменитый вид *Citrus junos*, известный со времен Конфуция, т. е. в течение 2500 лет — это совокупность диплоидных, триплоидных и тетраплоидных форм; он испытал в своей истории интрогрессию 12 японских видов (среди них *C. sudachi*, *C. kizu*, *C. inflata*, *C. sphaerocarpa*, *C. lukuma-sudachi*, *C. pseudo-aurantium* и др.) и 2 китайских видов (*C. ichangensis* и *C. wilsonii*). Он широко используется в странах цитрусоводства как наилучший по морозостойкости подвой.

Род *Sorghum* монографически был изучен Снауденом (J. Snowden). Он описал 30 видов и его классификация стала общепринятой. Однако в 1968 г. появилась новая классификация и номенклатура (de Wet a. Huckabay, 1967). Эти авторы показали, что все 30 видов Снаудена взаимно полностью фертильны, никаких барьеров для обмена генами не обнаружено. В истории африканского сорго поток генов посредством спонтанной интрогрессии тысячелетиями широко распространялся (исключая некоторые клейстогамные формы из Ганы). Установлено множество сорно-полевых гибридов. Авторы выделяют лишь один весьма полиморфный ви *Sorghum bicolor* (L.) Mönch, дифференцированный на 2 подвида, 4 вариаци и 4 расы и много сорно-полевых спонтанных гибридов.

Успех интрогрессии иногда обеспечивается аутосиндезом. Например гибрид *Papaver nudicaule* (2n=14)×*P. striatum* (2n=70) вполне плодови потому, что 7 хромосом *P. nudicaule* образуют в мейозе биваленты с 7 хро мосомами *P. striatum*, а остальные 28 хромосом *P. striatum* образую 14 бивалентов между собою. Это происходит в метафазе 1 мейоза при скре щивании диплоидного вида с декаплоидным. Такой феномен успешно ис пользован и в экспериментах по скрещиванию и селекции разнохромосо ных видов сливы в Швеции. Известен сенсационный и парадоксальны факт успешного межродового скрещивания дикого вида *Solanum pennell* с культурным томатом *Lycopersicon esculentum*; несмотря на огромное мо фологическое различие и значительное филогенетическое расхожден этих видов, гибрид в F_1 оказался совершенно фертильным — мейоз бы правильным.

Спонтанная интрогрессия особенно распространена в семействе злако Мичиганский университет в 1967 г. опубликовал список, содержащий око 3000 межвидовых и межродовых гибридов (спонтанных и экспериментал ных). Североамериканские (особенно канадские) ботаники — Lepag Camus, Cognac, Jenkins, Bowden — изучив огромные коллекции в герб риях, собранные в экспедициях и на экскурсиях от Аляски до Северн Мексики, обнаружили в них множество спонтанных межродовых и ме видовых гибридов; многие из гербарных образцов содержали всхож семена, что позволило определять число хромосом. Особенно много интр грессивных гибридов изучил канадский ботаник Бауден (Bowden, 196 1965, 1966а, 1966б). Он описал новые роды и виды, среди них 8 вид *Agroelymus* (причем некоторые колосья этого нового рода содержали 240- 270 цветков), 9 видов *Elyhordeum*, новые роды — *Agrositanion* и *Agro lamogrostis*. Описаны фертильные гибриды *Avena*×*Bromus*, *Brachyp dium*×*Lolium*, *Brachypodium*×*Festuca*, *Brachypodium*×*Bromus*; гибри от скрещивания *Elymus*×*Agropyron*, *Elymus*×*Hordeum*, *Elymus Sitanion*, *Elymus*×*Elytrygia*, *Elytrygia*×*Triticum*. Особого удивлен такие факты не могут вызвать, если вспомнить об экспериментальных ги

ридах сахарного тростника *Saccharum officinarum* с такими родами, как *Miscanthus*, *Andropogon*, *Erianthus*, *Imperata*, *Sorghum*, *Narenga*, *Sclerostachys* и даже *Bambusa arundinacea*. Сакамото (Sakamoto) в Японии получил гибриды *Eremopyrum orientale* × *Aegilops squarrosa*. Новых родов и видов, возникших в результате спонтанной интрогрессии, в семействе злаков множество.

Бауден подверг ревизии всю трибу *Triticeae*; многие виды *Aegilops* он перевел в род *Triticum*. Если прежде селекционеры знали 23 вида *Triticum* L., то теперь их (по Баудену) более 40. Появились *Triticum bicorne*, *T. comosum*, *T. longissimum*, *T. ovatum*, *T. tauschii* и др. Но классическая генетика ныне вступила в конфликт с классической систематикой. Шведский ученый Мак-Кей, завершив свой труд по генетическому анализу видов *Triticum*, предложил выделять только 5 видов рода *Triticum* (Mac-Key, 1963).

Семейство злаков как бы находится в состоянии перемежающегося генетического дрейфа. Спонтанная интрогрессия была, есть и будет закономерным процессом в популяциях, но становление вида как уравновешенной системы генов может совершаться в течение столетий (если не дольше).

Практическое значение интрогрессии следует признать огромным. Ее нельзя недооценивать, например при селекции на иммунитет к болезням и вредителям. Мы теперь знаем, что в пределах почти каждого полиморфного рода покрытосеменных имеются единичные виды — доноры высокой устойчивости к патогенам. У пшеницы, например, есть значительная группа высокоиммунных видов на всех уровнях плоидности: *Triticum monococcum* L. (2n=14); *T. persicum* Vav., *T. timopheevi* Zhuk. и *T. militinae* Zhuk. et Migush. (2n=28); *T. zhukovskyi* Men. et Eriz. (2n=42), *T. fungicidum* Zhuk. и *T. timonovum* Hesl. (2n=56). Среди овсов (род *Avena*) есть высокоиммунный дикорастущий культивируемый вид *Avena strigosa* (2n=14), дикий вид *A. sterilis* (2n=42); среди видов картофеля (секция *Tuberarium*) — много диких клубненосных видов, высокоустойчивых к вирусам Y, X, A, F, M и другим, к фитофторе, раку и т. д.; в роде *Beta* имеются дикие виды, устойчивые к нематоде и церкоспориозу (*B. patellaris*); среди видов тыквы — дикий вид *Cucurbita lundelliana* из Гватемалы, отлично скрещивающийся со всеми 5 видами культурной тыквы и передающий гибридам высокую устойчивость к болезням; среди диких видов винограда наиболее устойчивым к филлоксере, мильдью и оидиуму является *Vitis rotundifolia* (2n=40), от которого уже получены фертильные амфидиплоиды; среди диких видов табака есть устойчивые к пероноспоре и вирусам; среди диких видов хлопчатника есть виды, устойчивые к вилту. Этот список можно намного увеличить.

Все эти дикие виды (доноры) можно вводить в искусственно организуемые популяции культурных сортов для обеспечения нормальной интрогрессии. Цели могут быть и другие, т. е. можно не ограничиваться селекцией только на устойчивость к болезням.

Автор статьи стремился показать, что не следует недооценивать значение интрогрессии как существенного фактора эволюции, но он не считает гибридизацию основным фактором эволюции. Мутации и отбор, интрогрессия и отбор — это основные эволюционные процессы в популяциях и фитоценозах.

ЛИТЕРАТУРА

Вавилов Н. И. (1925). О междуродовых гибридах дынь, арбузов и тыкв. Тр. по прикл. бот. и селекц., 14, 2. — Вавилов Н. И. (1931). Линнеевский вид как система. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., XXVI, 3. — Густафссон А. (1968). Способы размножения и улучшения растений. Генетика, 4, 3. — Жуковский П. М. (1967). Природа и объем вида у культурных растений. Бот. журн., 10. — Мичурин И. В. (1948). Сочинения, I. — Попов М. Г. (1928). Гибридизационные явления в природе и значение их для эволюции. Дневн. Всес. съезда ботаников в 1928 г. —

Шутилов В. А. (1968). Интрогрессивная гибридизация и изменчивость кавказских видов дуба. Бот. журн., 2. — Anderson E. (1949). Introgressive hybridization. — Arasu N. T. (1968). Selfincompatibility in Angiosperms. Genetica, 39, 1. — Bowden W. M. (1964). Cytotaxonomy of the species and interspecific hybrids of the genus *Elymus* in Canada and Neighboring Areas. Canad. Journ. Bot., 42. — Bowden W. M. (1965). Cytotaxonomy of the species and interspecific hybrids of the genus *Agropyron* in Canada and Neighboring Areas. Canad. Journ. Bot., 43. — Bowden W. M. (1966a). Chromosome Numbers in seven Genera of the Tribe *Triticeae*. Canad. Journ. Genet. and Cytol., VIII. 1. — Bowden W. M. (1966б). Taxonomy of Intergenetic Hybrids of the tribe *Triticeae* from North America. Canad. Journ. Bot. 45. — Cooperrider M. (1957). Introgressive hybridization between *Quercus marilandica* and *Qu. velutina* in Iova. Amer. Journ. Bot., 44, 9. — Goodman M. M. (1965). The History and Origin of Maize. Techn. Bull., 170, N. Carol. Agr. Stat. — Goodman M. M. (1966). Correlation and the Structure of Introgressive Populations. Evolution, 20. — Hawkes J. G. (1962). The Origin of *Solanum juzepczukii* Buk. and *S. curtilobum* Juz. et Buk. Zeitschr. Pflanzenzücht., 47, 1. — Heiser C. B. (1961). Natural Hybridization and Introgression with particular reference *Helianthus*. Rec. adv. in Bot., 1. — Jonston C. S. (1966). Manifestations of *Teosinte* and *Tripsacum* Introgression in Corn Belt (Maize). — Knobloch I. W. (1967). A List of the Artifical, Natural, Successfull and Unsuccessful Recombinations Recorded in the *Gramineae* Michig. Univ., Departm. Bot. a. Pathol. — Lepage E. (1965). Revision genealogique de quelques × *Agroelymus*. Canad. Natural., XCII, 8—9. — Longley A. (1952). Chromosome Morphology in Maize and its Relatives. Bot. Rew., XVII, 6. — Mac Key J. (1963). Species Relationship in *Triticum*. Proceed. Second Intern. Wheat Genetics Sympos. — Mangelsdorf P. (1961). Introgression in maize. Euphytica, 10, 2. — Melville R. (1967). The problem of classification in the genus *Rosa*. Bull. Jard. Bot. Nat. Belg., 37 (1). — Sehgal S. M. a. W. L. Brown. (1965). Introgression in Corn Belt Maize. Econom. Bot., 19, 1. — Tanaka T. (1966a). Does *Citrus* Creation Repeat. Bull. Univ. Osaca, 3, 18. — Tanaka T. (1966б). Hodson's *Citrus* Classification discussed. Bull. Univ. Osaca, 3, 18. — Wet de J. M. a. J. P. Huckabay. (1967). The Origin of *Sorghum bicolor*. II. Distribution and Domestication. Evolution, 21. — Zohary S., Y. R. Harlan a. A. Vardi. (1969). The wild Diploid Progenitors wheat and their breeding Value. Euphytica, 18, 1.

Всесоюзное
ботаническое общество,
Ленинград.

(Получено 4 XI 1969).

SUMMARY

1. Evolution of plants in nature is accomplished by means of mutations, hybridization, polyploidy, translocations etc. Introgression is a particular type of hybridization characterized by spontaneous penetrations of the genetic material from one species or genus into another one overcoming the barrier of isolation and repeating periodically during a long period of time. Introgression proceeds more successfully if it is accompanied by spontaneous back-crosses or if a spontaneous duplication of chromosomes takes place in the F_1.

2. Many cultivated plant species of world-wide significance have originated as a result of the spontaneous introgression, such as the polyploid species of wheat, cotton, tobacco, rape, mustard, certain species of *Rosa*, *Quercus*, *Salix*, *Citrus* and many other plants. Many species have originated by means of introgression at the diploid level too: maize, *Cerapadus*, *Sorbocotoneaster* etc.

3. Striking examples of the evolutionary significance of spontaneous introgression are afforded by the recent maize and also by the pan-African polymorphism of the genus *Sorghum*, combined at present, into a single species *Sorghum bicolor* (L.) Mönch (as interpreted by De Wet and Huckabau).

A still more astonishing example of the evolutionary significance of spontaneous introgression is the subfamily *Aurantioideae*, especially the genus *Citrus* (in the interpretation of T. Tanaka).

4. The success of experimental synthesis of *Triticale* consecutively at octoploid, hexaploid and pentaploid level by means of an artificial introgression overcoming an incomplete barrier of isolation demonstrates an example of a great practical significance of the experimental introgression.

5. Artificial populations should be created as an element of the program of experimental natural introgression for the purpose of obtaining, say, disease-resistant remote hybrids, the program involving such species as *Triticum timopheevi*, *Tr. militinae*, *Avena strigosa*, *A. sterilis*, *Beta patellaris*, *Gossypium nervosum*, *Cucurbita lundelliana* and many other species.

УДК 621.72 : 581.55

В. Д. Александрова

О МЕТОДЕ МОДЕЛИРОВАНИЯ В ФИТОЦЕНОЛОГИИ[1]

V. D. ALEKSANDROVA. ON MODELLING IN PLANT ECOLOGY

Развитие системного подхода в методологии науки (Богданов, 1912, 1925, 1927, 1929; Bertalanffy, 1949, 1956, 1960; W. R. Ashby, 1956, 1960; У. Р. Эшби, 1959, 1962, и др.) и создание общей теории связи и управления (Weiner, 1948; Ляпунов и Яблонский, 1961, 1963, и др.) привели к возможности строгого обоснования понятия модели и моделирования как универсального средства научного познания.

Системой мы будем называть любую совокупность взаимосвязанных элементов разного рода или частей, взаимоотношения между которыми могут быть выражены переменными, совершающими замкнутое однозначное преобразование.[2] Каждая система характеризуется: а) набором элементов и б) структурой, которая может быть выражена свойственным данной системе алгоритмом. Различаются два принципиально различных типа систем. Первый тип — системы, где взаимоотношения между элементами носят детерминированный характер, могущий быть выраженным в виде функциональных зависимостей. Второй тип — системы со стохастическим (связанным со случайностями) поведением отдельных элементов. В этом случае переменными, образующими систему, будут не сами элементы, а статистически определяемые вероятности появления тех или иных их состояний. Структура, свойственная системе, в первом случае обусловлена наличием детерминированных связей между элементами. Во втором случае структура системы возникает на основе статистического эффекта; например, кривая нормального распределения выражает статистически выявляемую структуру популяции с неопределенным характером варьирования признаков входящих в нее особей. К числу систем статистического типа относится большинство фитоценотических объектов.[3]

Теория моделирования основывается на возможности существования систем, настолько сходных между собой в некоторых их свойствах, что изучать закономерности взаимоотношений переменных, образующих данную систему, мы можем не на ней самой, а на другой системе, которая, таким образом, служит ее моделью. Выполнение этого условия возможно

[1] Доклад, прочитанный 8 апреля 1969 г. в Тарту на втором Всесоюзном совещании по применению количественных методов при изучении структуры растительности.

[2] Замкнутость заключается в том, что преобразование, совершающееся в данной системе, каждый раз (при одинаковых условиях) приводит к появлению тех же самых переменных. Простейшее замкнутое преобразование выражается следующим образом: $Z \to Z$. Это значит, что нечто, обозначенное нами как Z, продолжает существовать (У. Р. Эшби, 1959 : 26, 156). Как видно из этого определения, понятие замкнутости преобразования не имеет никакого отношения к понятию закрытой (или открытой) системы в материально-энергетическом отношении.

[3] Основная литература об общем определении понятия системы: У. Р. Эшби (1959, 1962), А. А. Ляпунов и С. В. Яблонский (1961), А. А. Ляпунов (1963). Разбор конкретного примера фитоценотической системы как системы статистического типа дан в статье В. Д. Александровой (1961 : 107—108).

при наличии изоморфных систем. Изоморфизм состоит в наличии взаимно однозначного соответствия признаков одной системы признакам другой системы, независимо от несходства их физической природы. Так, например, фотография изоморфна объекту фотографирования, что служит основой широкого использования аэрофотометодов с целью изучения географической оболочки нашей планеты. Тривиальным примером изоморфизма служит сравнение разных видов колебаний. При колебаниях механических, звуковых, электромагнитных, радиоволнах, световых волнах, пульсирующих изменениях физиологического состояния живых тканей и в других конкретных случаях ход колебательного процесса имеет такие общие черты, что оказалось возможным создание общей теории колебаний. Все виды колебаний изоморфны друг другу, а теория колебаний с ее формальным математическим аппаратом изоморфна им всем (Полетаев, 1958 : 31).

Модель отражает не все признаки оригинала, а лишь те, которые выбраны нами как предмет исследования. При этом моделью отнюдь не копируются свойства предмета, а «устанавливается только система взаимно однозначных соответствий между параметрами, формами работы и исходом для объекта, с одной стороны, и для модели — с другой» (Нюберг, 1968); более того, чем меньше похожа модель на объект, тем она эффективнее. Сопоставление признаков оригинала с изоморфно их отражающими признаками модели называют кодированием языка оригинала в язык модели.

Существуют разные классификации моделей (см. Штофф, 1966; Лиепа, 1968; Арманд, 1969, и др.). Пользуясь классификацией И. А. Полетаева (1966, 1968), мы различаем модели реальные (их называют также физическими, вещественными, материальными и т. д.) и модели знаковые. К числу последних относятся математические модели. По методам и целям использования модели можно делить на поисковые, портретные (иконические) и исследовательские.

Поисковая модель строится с целью проверки той или иной гипотезы, высказанной исследователем о моделируемом объекте.

Портретная, или иконическая, модель строится в том случае, когда структура объекта хорошо известна и может быть с достаточной однозначностью скопирована в модели, но сам объект недоступен или трудно доступен для наблюдений. В этих случаях изучение объекта заменяется изучением его портретной модели и полученные данные снова переводятся (перекодируются) в язык самого объекта.

Исследовательская модель строится с целью производства над нею экспериментов и других манипуляций, которые невыполнимы или трудно выполнимы с самими объектами.

Все виды моделей имеют применение в фитоценологии как эффективное средство исследования фитоценотических объектов.

Специфическая особенность единиц фитоценотического уровня как объектов моделирования заключается в том, что это — системы статистического типа большой сложности и со слабой целостностью, с нечетко выраженной детерминированностью, имеющей статистическую основу. Если мы попытаемся моделировать фитоценоз во всей его сложности, мы столкнемся с явлением так называемой «очень большой системы» («very large system» по терминологии У. Р. Эшби, 1959). В принципе модель такой системы может быть построена. Приемы создания такой модели, основанные на последовательном расчленении сложной системы на иерархию элементов разного ранга, были хорошо изложены А. А. Ляпуновым и С. В. Яблонским (1963). Но построение такой модели заняло бы так много труда и времени и она получилась бы такой громоздкой, что не только для экспериментирования с нею, но и для ее описания не нашлось бы возможностей. Пэттен (Patten, 1959), подсчитавший количество разнообразия, содержащегося в биоценозе озера «Silver springs» (Флорида), показал, что оно равно 3.1×10^{24} битов на каждый квадратный сантиметр в год. Для описания такого количества информации потребовался бы то

на много порядков больше, чем вместимость самой большой библиотеки. Ясно, что такая «очень большая модель», даже если бы она была построена, не смогла бы работать.

От стремления строить слишком большие модели предостерегает и И. А. Полетаев (1968 : 129): «Построение весьма широких и сильных моделей не является рациональным», хотя «. . .это противоречит сильно распространенному, особенно среди биологов, мнению о том, что модель должна возможно полнее отображать свойства оригинала. На самом деле, как показывает практика моделирования, чем слабее и ўже[1] модель, чем глубже осуществляется разумная идеализация оригинала, тем сильнее оказываются получаемые результаты и тем меньших усилий они стоят».

Таким образом, для исследовательских целей, при моделировании столь сложных объектов, как растительные сообщества, нецелесообразно стремиться к построению широких и сильных моделей, лучше строить много узких моделей, отражающих разные стороны объекта. О целесообразности именно такого способа моделирования в фитоценологии пишет также И. Я. Лиепа; касаясь математического моделирования лесного фитоценоза, он говорит: «Для лесного насаждения возможно построение физиологической, геоботанической, эволюционной и других математических моделей, позволяющих исследовать насаждения с разных позиций. Комплекс этих моделей будет комплексной моделью насаждения, или его математической теорией» (Лиепа, 1968 : 11).

Остановимся на применении реальных моделей при исследовании объектов фитоценологии.

Из числа реальных моделей портретного типа наибольшее применение и исключительно важную научную и практическую значимость имеют карты растительности разного масштаба и назначения. Составив карту, мы заменяем затем исследование в природе тех черт растительности, которые моделированы картой, их исследованием на карте, а именно с помощью манипуляций, производимых над картой, выявляем контуры разных подразделений растительного покрова, их конфигурацию, площади и т. д. Вычисляемые площади будут выражаться в квадратных сантиметрах или миллиметрах на языке карты; учтя масштаб, мы переводим их в язык оригинала — в квадратные километры или га и т. д.

Портретными моделями являются также аэрофотоснимки, разного рода планы, зарисовки структуры растительного покрова, зарисовки расположения корневых систем фитоценозов и т. д.

Можно указать примеры поисковых реальных моделей, т. е. таких моделей, которые строятся для проверки той или иной гипотезы, высказанной исследователем о моделируемом объекте. Таковы некоторые работы, касающиеся исследования структуры фитоценозов. Коттам и Кертис (Cottam a. Curtis, 1956) проверяли разные методы оценки численности особей по расстояниям между ними на моделях — листах бумаги, на которые были нанесены точки по заранее обусловленным правилам. Такой же прием употребили Коттам и др. (Cottam, Curtis a. Catana, 1957) при проверке статистического определения степени агрегации особей. В. С. Ипатов (1962) в своей работе по сравнению методов определения роли видов в структуре травяного покрова дубового леса применил в качестве модели накладывание на бумагу цветных фигурок разной конфигурации, моделируя таким способом разные варианты покрытия.

Реальные модели исследовательского типа с успехом применяются в экспериментальной геоботанике.

Одним из примеров строго поставленных опытов такого рода является применение моделей Н. В. Тимофеевым-Ресовским (1957, 1964; Тимофеев-Ресовский и др., 1957, и др.) для изучения с помощью радиоизотопов

---

[1] Чем больше признаков оригинала отражает модель, тем она «шире»; «сильная» модель отражает не только признаки оригинала в целом, но и признаки его частей.

перемещения различных химических элементов в водных и наземных фитоценозах Моделями служили большие ящики размерами около 200×80×60 см с почвой и растительным покровом. У одного из торцов каждого ящика в почву вносился тот или иной радиоизотоп. Моделями пресноводных биогеоценозов служили сосуды разного размера с водой, грунтом, растениями и животными, серии проточных металлических бачков, соединенных друг с другом в каскады, содержащих воду, грунт и тот или другой биоценоз, а также небольшие отдельные или соединенные в каскад слабопроточные пруды; радиоизотопы в разных опытах в различных вариантах вносились в воду этих водоемов. Через разные сроки после внесения радиоизотопов производилась разборка опытных установок и определение полного баланса радиоактивности (в воде, грунте, почве и в разных компонентах биоценоза). Было показано, что сообщества живых организмов являются мощными фильтрами элементов по путям стока и выявлена роль разных видов в процессах биогенной миграции различных элементов. Эти опыты представляют выдающийся интерес как в методическом отношении, так и по полученным результатам.

Реальные модели исследовательского типа, использующиеся для строго поставленных количественных экспериментов, применяются широко в новой отрасли биологических дисциплин, а именно в космической биологии, в частности в одном из ее подразделений, которое можно назвать космической фитоценологией. Проведен ряд работ по созданию экспериментальных фитоценозов в закрытых экосистемах: фитоценозов овощных культур (Дадыкин, 1968а, 1968б), популяций хлореллы, альго-бактериальных сообществ, перерабатывающих выделения человека, и т. д. (см., например, статьи Г. И. Мелешко; М. Г. Рерберг и И. М. Бархатовой, и другие в сборнике: Проблемы создания замкнутых экологических систем, 1967).

Реальное моделирование исследовательского типа, хотя и не отличающееся столь строгой постановкой опытов и столь полной количественной оценкой результатов, мы можем видеть в питомниках, на опытных делянках и в других случаях, где опыты ведутся в условиях, ограниченных малыми площадями, и характеризуются неполнотой воспроизводства ряда других признаков оригинала. Оригиналами же являются поля, занимающие большие территории, лесные массивы и т. п.

З н а к о в о е м о д е л и р о в а н и е имеет в науке наиболее широкие возможности и универсальное применение. К знаковым моделям относятся формулы, логические схемы, графики, фенологические спектры и т. д. Одним из наиболее простых примеров знаковой модели является геоботаническое описание (анализ) конкретного фитоценоза. Изоморфно отражая признаки структуры фитоценозов, изучавшихся в природе, описания являются моделями, которые в процессе камеральной обработки изучаются с той или иной степенью детальности (см., например, Понятовская, 1952) и классифицируются. Полученные результаты мы вправе относить к самим объектам (фитоценозам), так как описания являлись их изоморфными моделями.

Из числа знаковых моделей наибольшими возможностями обладают модели м а т е м а т и ч е с к и е. Достоинством математических моделей является прежде всего то, что формализация объекта производится при этом с наибольшей логической строгостью. Сам процесс моделирования «. . .становится формальным, обозримым в целом и в деталях. Использование в качестве метатеории («языка») модели математики придает выводам доказательную силу, позволяет строго и исчерпывающе рассмотреть достаточно отдаленные следствия исходной системы предпосылок. . . Математическое моделирование не допускает „полузнания“, пробелов в системе гипотез. Исследователь оказывается вынужденным ответить на все вопросы, прежде чем построить законченную модель. Часто одна лишь попытка построить математическую модель приводит к выявлению и постановке целого ряда существенных вопросов и проблем относительно объекта исследования» (Полетаев, 1968 : 130). Надо добавить, что огромным преимуществом математического моделирования является возмож-

ность построения математических моделей в виде программ для электронных вычислительных машин, что является особенно сильным средством в практике современного научного исследования.

Математическое моделирование в фитоценологии уже применяется довольно широко в самых различных аспектах Предложены математические модели фитоценоза, рассматриваемого в разных отношениях, а также модели таксономического разнообразия фитоценозов, и т. д. Интересные попытки моделирования фитоценоза в целом как системы популяций, входящей в более широкую систему биоценоза, а затем биогеоценоза, были предприняты И. А. Полетаевым (1966), Т. И. Эман (1966), А. А. Ляпуновым (1967, 1968а, 1968б), использовавшими вслед за Вольтерра (Volterra et d'Ancona, 1935) в качестве «метаязыка» модели формальный аппарат дифференциальных уравнений. Применив идею Вольтерра, И. А. Полетаев ввел новые условия: он принял, что ресурсы среды ограничены (а не безграничны, как было у Вольтерра) и ввел понятия «активности» видов (активность обмена, добычи корма, размножения и т. д.). В отличие от модели Вольтерра Полетаев получил не циклические, а затухающие колебания, моделирующие развитие биоценоза в его климаксовую стадию, относительно устойчивую по составу и численности компонентов. Это модель довольно широкая, рассматривающая биоценоз (и, как его частный случай, фитоценоз) в целом, как систему популяций. Правда, в этой модели отсутствует важное звено видов-редуцентов. Математические модели водных экосистем были построены Г. Г. Винбергом (1967, и др.), а также в более общем виде А. А. Ляпуновым (1967).

Существует большое количество более узких математических моделей, отражающих те или иные признаки фитоценоза. Ряд моделей построен для математического моделирования таксационной характеристики лесных насаждений, в частности в связи с программированием для электронных вычислительных машин (Нильсон, 1967; Лиепа, 1968). Математическими моделями являются формулы, выражающие закономерности распределения видов в фитоценозах (E. Ashby, 1935, 1948; Blackman, 1935, 1942; Уранов, 1935, 1968; Archibald, 1948, 1950; Thomas, 1949; Василевич, 1961, 1969; Ипатов, 1962; Фрей, 1963, 1964, 1966, 1967б, и др.). Г. Ф. Хильми (1966) предложил математические модели процесса самоизреживания леса и динамики его биомассы, X. Тооминг (1968) — математическую модель газообмена растительного сообщества и т. д.

Особенно большое значение как для теории фитоценологии, так и для практического применения имеет построение геометрических моделей таксономического разнообразия исследуемых фитоценозов, строящихся в виде многомерного пространства признаков в целях классификации фитоценозов (Goodall, 1953, 1954, 1961; Lambert a. Williams, 1962, 1966; Василевич, 1963, 1969; Gittins, 1965; Фрей и Выханду, 1966; Фрей, 1967а, и др.).

Фитоценологию относят в настоящее время к разряду «описательных» наук. Однако науки делятся на «точные» и «описательные» не на основании присущих им свойств; это деление лишь отражает известные этапы в развитии науки. Даже математика переживала когда-то описательную стадию, когда создавалась ее аксиоматика. Физика и химия не так уж давно стали точными науками; вспомним, что физика Фарадея еще была физикой без математики. Как справедливо заметил А. А. Ляпунов (1968а), в каждой науке можно видеть три стороны или три части: эмпирическую, теоретическую и математическую. «Эмпирическое естествознание занимается накоплением фактического материала и его первичной систематизацией. Теоретическое естествознание приводит этот материал в целостную систему и отыскивает общие закономерности, господствующие в природе и проявляющиеся в этом материале. Математическое естествознание конструирует модельные объекты, подчиняющиеся аналогичным закономерностям, и изучает их поведение» (Ляпунов, 1968а). Таково соотношение экспериментальной, теоретической и математической

физики наших дней, которая может быть примером достаточно зрелой науки. В фитоценологии эмпирическая часть развивается весьма широко. Теоретическая развита еще очень слабо, математическая же состоит из отдельных попыток. Отставание теоретической и математической фитоценологии отрицательно сказывается и на развитии ее эмпирической стороны, так как недостаточная формализованность постановки задач препятствует в ряде случаев планомерному исследованию объекта, выявлению его действительно существенных свойств, вскрытию ключевых, важных в теоретическом и практическом отношении природных процессов в растительном покрове.

Знаковое моделирование, основанное на строгой формализации построений, должно сыграть решающую роль в создании теоретической и математической фитоценологии.

ЛИТЕРАТУРА

Александрова В. Д. (1961). Растительное сообщество в свете некоторых идей кибернетики. Бюлл. МОИП. отд. биолог., 66, 3. — Александрова В. Д. (1969). О методе моделирования в фитоценологии. Тезисы доклада. В кн.: Материалы второго всесоюзн. совещ. «Применение количественных методов при изучении структуры растительности», Тарту. — Арманд А. Д. (1969). Модели в физической географии. Природа, 5. — Богданов А. А. (1912, 1925. 1927, 1929). Всеобщая организационная наука (тектология), 1 (1-е изд.), 1, 2, 3 (2-е изд.). — Василевич В. И. (1961). Сопряженность между видами и структура фитоценоза. ДАН СССР, 139, 4. — Василевич В. И. (1962). Геоботанический анализ сосновых боров европейской части СССР. Автореф. диссерт. — Василевич В. И. (1963). Статистический подход к растительной ассоциации. Тр. БИН АН СССР, сер. III. Геоботаника, 15. — Василевич В. И. (1969). Статистические методы в геоботанике. — Винберг Г. Г. (1967). Основные направления в изучении биотического баланса озер. В кн.: Круговорот вещества и энергии в озерных водоемах. — Дадыкин В. П. (1968а). Использование высших растений для регенерации пищи, воды и атмосферы в закрытых системах. Сельскохозяйств. биология, 3, 1. — Дадыкин В. П. (1968б). Космическое растениеводство. — Ипатов В. С. (1962). Сравнение методов определения роли вида в структуре травяного покрова дубового леса. Бот. журн., 47, 3. — Лиепа И. Я. (1968). Математическое моделирование некоторых проявлений роста деревьев в лесных сообществах. Автореф. диссерт. — Ляпунов А. А. (1963). Об управляющих системах живой природы и общем понимании жизненных процессов. Пробл. киберн., 10. — Ляпунов А. А. (1967). О математическом моделировании биогеоценозов. Доклад на совещании по проблемам биогеоценологии в Москве. Бот. журн., 5. — Ляпунов А. А. (1968а). О математическом подходе к изучению жизненных явлений. В кн.: Математическое моделирование жизненных процессов. — Ляпунов А. А. (1968б). Об изучении балансовых соотношений в биогеоценозе (попытка математического анализа). Журн. общ. биолог., 29, 6. — Ляпунов А. А. и С. В. Яблонский (1961). Теоретические проблемы кибернетики. — Ляпунов А. А. и С. В. Яблонский. (1963). Теоретические проблемы кибернетики. Пробл. киберн., 9. — Нилсон А. М. (1967). Многомерный статистический анализ лесотаксационных описаний. Автореф. диссерт. — Нюберг Н. Д. (1968). О познавательных возможностях моделирования. В кн.: Математическое моделирование жизненных процессов. — Полетаев И. А. (1958). Сигнал. — Полетаев И. А. (1966). О математических моделях элементарных процессов в биогеоценозах. Пробл. киберн., 16. — Полетаев И. А. (1968). Некоторые математические модели биогеоценозов и замечания о моделировании. В кн.: Математическое моделирование жизненных процессов. — Понятовская В. М. (1952). Стационарное изучение травяных сообществ лесного пояса Южной Киргизии. Тр. БИН АН СССР, сер. III, Геоботаника, 8. — Проблемы создания замкнутых экологических систем. (1967). Сборник статей. М. — Рашевский Н. (1968). Математические основы общей биологии. В кн.: Математическое моделирование жизненных процессов, М. — Тахтаджян А. Л. (1959). Эволюция в терминах кибернетики и общей теории игр. Тез. докл. 2-го совещ. по применению математич. методов в биологии. ЛГУ. — Тимофеев-Ресовский Н. В. (1957). Применение излучений и излучателей в экспериментальной биогеоценологии. Бот. журн., 2. — Тимофеев-Ресовский Н. В. (1964). Некоторые проблемы радиационной биогеоценологии. Пробл. киберн., 12. — Тимофеев-Ресовский, Н. А. Порядкова, Е. Н. Сокурова и Е. А. Тимофеева-Ресовская. (1957). Работы по экспериментальной биогеоценологии. В сб. работ Лабор. биофизики Уральск. ФАН СССР, 1. — Тосминг Х. (1968). Адаптация растительных сообществ к интенсивности света и ее математическое моделирование. Журн. общ. биолог., 29, 5. — Уранов А. А. (1935). О сопряженности компонентов растительного ценоза. Уч. зап. Моск. гос. пед. инст., 1. — Уранов А. А. (1968). К вопросу о сопряженности растений в фитоценозе. В кн.: Вопросы морфогенеза цветковых растений и строения их популяций. — Фрей Т. Э.-А. (1963). О применении корреляционного коэффициента межвидовых отношений. Бот. журн., 2. —

Фрей Т. Э.-А. (1964). Некоторые математические и фитоценологические аспекты изучения характера распределения вида в фитоценозе. Тез. докл. научн. конф., посвящ. 100-летию со дня рождения Н. И. Кузнецова, Тарту. — Фрей Т. Э.-А. (1966). Некоторые аспекты фитоценотической значимости вида в растительном сообществе. Бот. журн., 8. — Фрей Т. Э.-А. (1967а). О математико-фитоценологических методах классификации растительности. Автореф. диссерт. — (Фрей Т. Э.-А.) Frey T. E.-A. (1967б). The patten field. Eeesti NSV Teaduste Akademia Toimet., 1. — (Фрей Т. Э.-А. и Л. Выханду). Frey T. ja L. Võhandu. (1966). Uus meetod klassifikatsiooniuhikute püstitamiseks. Eesti NSV Teaduste Akademia Toimet., Biol. seer., 4. — Хильми Г. Ф. (1966). Основы физики биосферы. — Штофф В. А. (1966). Моделирование и философия. — Эман Т. И. (1966). О некоторых математических моделях биогеоценозов. Пробл. киберн., 16. — Эшби У. Р. (1959). Введение в кибернетику. — Эшби У. Р. (1962). Конструкция мозга. — Archibald E. E. A. (1948). Plant populations. I. A new application of Neyman's contagious distribution. Ann. Bot., N. S., 12. — Archibald E. E. A. (1950). Plant populations. II. The estimation of the number of individuals per unit area of species in heterogeneous plant population. Ann. Bot., N. S., 14. — Ashby E. (1935). The quantitative analysys of vegetation. Ann. Bot., 49. — Ashby E. (1948). Statistical ecology. II. A reassessment. Bot. Rew., 14. — Ashby W. R. (1956). An introduction to cybernetics. — Ashby W. R. (1960). Design for a brain. — Bertalanffy L. (1949). Das biologische Weltbild. — Bertalanffy L. (1956). General Systems. — Bertalanffy L. (1960). Problems of life. — Blackman G. E. (1935). A study by statistical methods of the distribution of species in grassland associations. Ann. Bot., 49. — Blackman G. E. (1942). Statistical and ecological studies in the distribution of species in plant communities. Ann. Bot., N. S., 6. — Cottam G. a. J. T. Curtis. (1956). The use of distance measures in phytosociological sampling. Ecology, 37. — Cottam G., J. T. Curtis a. A. J. Catana. (1957). Some sampling characteristics of a series of aggregated populations. Ecology, 38. — Gittins R. (1965). Multivariate approaches to a limestone grassland community. I, II, III. Journ. Ecol., 53. — Goodall D. W. (1953, 1954, 1961). Objective methods for the classification of vegetation. Austr. Journ. Bot., 1 (I, II), 2 (III), 9 (IV). — Lambert J. M. a. W. Williams. (1962, 1966). Multivariate methods in plant ecology. Journ. Ecol., 50 (IV), 54 (V, VI). — Patten B. C. (1959). An introduction to the cybernetics of the ecosystem: the trophic dynamic aspect. Journ. Ecol., 27. — Thomas M. (1949). A generalisation of Poisson's binomial limit for use in ecology. Biometrica, 36. — Volterra V. et U. d'Ancona. (1935). Les associations biologiques au point de vue mathematique. — Wiener N. (1948). Cybernetics. — Williams W. T. a. J. M. Lambert. (1959, 1960, 1961). Multivariate methods in plant ecology. Journ. Ecol., 47 (I), 48 (II), 49 (III).

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 17 VI 1969).

SUMMARY

Several kinds of models, that can be classified into real and sign models, are used in Plant Ecology. The class of real models comprises vegetation maps, specially designed experimental installations etc. However the most promising in Plant Ecology are the sign models, such as mathematical models, geometrical models, geobotanical relevés and punched-card representations of plant communities etc. It is expected, that mathematical modelling with the use of up-to-date computers would provide ecologists with a most efficient method of research.

УДК (018).0001.2 : 581.524.44 (201)

В. И. Василевич

ПРОСТРАНСТВЕННАЯ ОДНОРОДНОСТЬ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ И МЕТОДЫ ЕЕ ОЦЕНКИ

С 2 рисунками

V. I. VASILEVICH. THE SPATIAL HOMOGENEITY OF PLANT COMMUNITIES AND THE METHODS OF ITS ESTIMATION

В геоботанике под растительным сообществом, или фитоценозом, принято понимать всякую конкретную группировку растений, относительно однородную на всем протяжении по составу и сложению (Сукачев, 1957; Шенников, 1964). Браун-Бланке также считает однородность растительных сообществ одним из основных их признаков (Braun-Blanquet, 1951). Сразу же нужно отметить, что в природе часто встречаются и мозаичные фитоценозы. «В таком случае однородность всего фитоценоза приходится уже понимать не иначе как однородную мозаику» (Ярошенко, 1961 : 50).

Прежде всего отметим две основные формы однородности (по Dahl, 1960).

1. Однородность типа, или гомотонность, выражающаяся в том, что серия площадок определенного размера оказывается сгруппированной вокруг одного типа строения, вокруг одной средней. Различия между площадками таковы, что даже наиболее сильно отличающиеся можно считать отклонениями от одного типа строения. Иначе говоря, гомотонная растительность образует одну естественную таксономическую группу (Wirth и др., 1966; Василевич, 1966), неделимую далее на какие-либо более мелкие естественные группы.

2. Пространственная однородность (spatial homogeneity), выражающаяся в том, что варьирование между площадками определенного размера не зависит от расстояния между ними (Goodall, 1961; Василевич, 1967а).

Естественно, что пространственно однородной может быть как гомотонная, так и мозаичная растительность.

В пространственно однородной растительности участки, отличающиеся по составу и соотношению видов, чередуются без всякого порядка, в связи с чем очень сходные или очень различные участки могут находиться как вблизи, так и на большом удалении друг от друга. Но, конечно, нельзя ожидать, что уже мелкие площадки (порядка 0.1—1 м^2) варьирую независимо от расстояния между ними. Такой характер варьировани может быть лишь тогда, когда размеры площадок не менее площади выявления. Это правило впервые было четко сформулировано Гудоло (Goodall, 1961). Оно непосредственно вытекает из того понимания площади выявления, которое было обосновано Л. Г. Раменским (1925, 1938). Согласно Раменскому, площадь выявления — это такой минимальный участок, который уже достаточно велик для того, чтобы включать все разнообразие растительности, свойственное данному фитоценозу. Площадь выявления должна охватывать все элементы мозаики растительности, весь набор сочетаний видов с разными обилиями. Кстати, так рассматр

вает площадь выявления и П. Д. Ярошенко (1961), который считает, что она должна включать весь набор микрогруппировок. Но микрогруппировку здесь нужно понимать, как всякий микроучасток, чем-то существенно отличающийся от других.

Следовательно, до того как мы приступим к оценке пространственной однородности растительности, мы должны попытаться найти площадь выявления, а затем уже, сравнивая площадки такого размера, выяснять характер их варьирования.

Мы не будем подробно останавливаться на методах определения «минимум-ареала» растительности, так как это понятие не имеет прямого отношения к площади выявления. Минимум-ареал — это площадь, которая содержит достаточно большое число видов фитоценоза, или площадь, на которой выявляются все константные виды. Но это лишь один из признаков, который нужно учитывать при определении размеров площади выявления, и притом не самый важный. Понятие минимум-ареала совершенно справедливо критиковалось в нашей литературе за формализм. Нужно только отметить, что не все зарубежные фитоценологи понимают минимум-ареал как площадь, выявляющую достаточно большое число видов.

Обычный метод нахождения размеров минимум-ареала — построение кривой, показывающей зависимость числа видов от площади. Многочисленные исследования этой зависимости показали, что эта кривая вначале довольно резко идет вверх, а затем становится пологой и в конце-концов почти горизонтальной (Грейг-Смит, 1967). Был предложен целый ряд формул для количественного описания этой зависимости, рассматривать которые мы здесь не будем. Нужно только отметить, что большинство авторов приходит к выводу о непрерывном увеличении числа видов с увеличением площади, в связи с чем минимум-ареал может быть установлен лишь приблизительно.

Хотя площадь выявления представляет гораздо больший интерес для фитоценологии по сравнению с минимум-ареалом, методические подходы к ее определению разработаны довольно слабо. Раменский (1925, 1938) подчеркивал, что размеры площади выявления будут разными для различных признаков растительности. Он говорил о площади выявления встречаемости, площади выявления обилия и т. д. С одной стороны, Раменский понимал под площадью выявления по существу минимальный объем выборки, требующийся для получения средней характеристики того или иного показателя с заданной точностью. Так, если для того чтобы установить среднее обилие вида с точностью $\pm 10\%$ нужно 100 площадок по 1 м^2, то эти 100 м^2 и будут площадью выявления. Поэтому Раменский мог говорить и о численности выявления, подразумевая под этим число растений, необходимое для определения среднего веса особи или какой-то другой ее характеристики с заданной точностью. Но это не совсем то, что обычно понимается под площадью выявления. Общая площадь, которую требуется обследовать для получения средней с заданной точностью, будет разной при использовании площадок разного размера и формы (Грейг-Смит, 1967). Точечный метод, дающий достаточно надежные оценки покрытия, ясно показывает, что общая описанная площадь может быть очень мала. Весь вопрос в том, в пределах какой площади располагать квадраты или какие-то другие учетные единицы, чтобы выявить экологически закономерный состав растительности. Поэтому, с другой стороны, Раменский понимал под площадью количественного выявления растительности такой минимальный участок, анализ которого может дать представление о среднем соотношении обилий видов, характерном для большой территории (всего фитоценоза).

Раменский (1925, 1938) писал, что состав и соотношение видов в каждой точке фитоценоза — явление в значительной мере случайное, зависящее от временной и местной конъюнктуры обстоятельств. Складываясь в массовом количестве, отдельные «эпизоды» переходят в статистический средний итог, правильно отражающий закономерный средний состав

растительного покрова, отвечающий местным экологическим условиям. Нужно какое-то минимальное число «эпизодов»,[1] чтобы выявить этот средний состав. Мелкие площадки обнаруживают сильные колебания строения и состава растительности. По мере увеличения размеров площадок эти различия начинают сглаживаться, так как соседние мелкие площадки как бы дополняют друг друга. Раменский считает, что при достижении площадками некоторой определенной величины различия между ними становятся несущественными. Эта величина площадок и характеризует площадь количественного выявления растительности. Такая площадь включает всю амплитуду колебаний обилия вида.

Практически работа по определению площади выявления проводилась путем закладки серии площадок возрастающего размера в выбранном типичном участке. Размер площадки считался достаточным тогда, когда при дальнейшем увеличении площади не происходило существенных изменений обилий видов (Коновалов, 1935). В этой методике есть один существенный недостаток. Чем больше пробная площадь, тем больше вероятность, что обилие видов на ней будет ближе к обилию на самой крупной из используемых в работе площадей. Но если взять ряд больших площадей одинакового размера, различия между ними могут оказаться весьма существенными. Пробная площадь, удовлетворяющая указанным выше требованиям, может существовать лишь в условиях абсолютно гомогенной растительности. Но если растительность в пределах исследуемого контура плавно меняется в каких-то направлениях, а такие случаи, по-видимому, довольно часты, то участки любых размеров будут чем-то отличаться друг от друга. В такой растительности, не являющейся пространственно гомогенной, площади выявления в обычном понимании не существует (Василевич, 1967а). Однако и этом случае мы должны иметь что-то аналогичное площади выявления. Ведь площадь выявления — это прежде всего участок, достаточно большой для того, чтобы его можно было отнести к какой-либо ассоциации, формации и т. п. Это основной практический смысл площади выявления. Но и для клинальной растительности мы можем найти такие участки, которые могут быть отнесены к определенным таксономическим единицам.

Интересный подход к определению размеров площади выявления был предложен Гудолом (Goodall, 1961). Для этой цели он закладывал трансекты, состоящие из примыкающих друг к другу квадратных площадок, на каждой из которых оценивалось обилие видов, а затем вычислялась дисперсия обилия на площадках единичного размера в пределах блоков, состоящих из двух смежных площадок. После этого соседние площадки объединялись и снова вычислялась дисперсия для удвоенных площадок в пределах блоков из двух смежных. С увеличением площадок растет расстояние между их центрами. Гудол и исследовал характер изменения дисперсии с увеличением расстояния между центрами площадок.

Попытки Гудола определить таким путем площадь выявления окончились неудачей. Ему не удалось найти такого размера площадок, чтобы при дальнейшем увеличении его не происходило возрастания дисперсии хотя бы для некоторых видов. Он пришел к выводу, что дисперсия обилия вида, рассматриваемая как мера его варьирования по площади, непрерывно возрастает с увеличением размеров площадки. Нужно сказать, что метод Гудола касается нахождения площади выявления для отдельных видов и поэтому он не может быть непосредственно использован для наших целей. Гораздо удобнее иметь метод, который позволял бы оценить величину площади выявления для всех видов сообщества в целом. В связи с этим нами было предложено (Василевич, 1967б, 1968) исследовать зависимость степени сходства между площадками от расстояния между ними на местности.

---

[1] Вместо этого термина, видимо, можно с успехом использовать термин «ценоячейка», введенный В. С. Ипатовым (1966). Ценоячейка — такая совокупность особей, в которой каждая особь влияет на каждую непосредственно.

Можно предположить, что имеется три основных типа такой зависимости.

1. Вначале при увеличении расстояния между площадками сходство между ними будет падать. Если сходство фитоценозов мы оцениваем по расстоянию между ними в многомерной системе координат, то соответственно будут расти значения этого расстояния (различия площадок). Затем после достижения какой-то величины расстояния между площадками увеличение различий между ними прекратится. Это говорит о том, что в пределах такой площади исчерпывается основное разнообразие растительности, в связи с чем при дальнейшем увеличении расстояния между площадками различия между ними не возрастают. Взяв более крупные площадки, линейные размеры которых будут соответствовать площади, на которой выявляется разнообразие, и измерив сходство между ними, в случае пространственно гомогенной растительности, мы получим примерно одинаковые значения сходства при любом расстоянии между такими площадками.

2. Если растительность является клинально-гомогенной, то большие площадки, равные по величине площади выявления разнообразия растительности, будут тем более сходны, чем ближе друг к другу они расположены. Следовательно, разнообразие растительности будет возрастать, хотя мелкие площадки показали, что оно исчерпалось. Нет оснований предполагать, что это связано с появлением каких-то новых разностей растительности по крайней мере в значительном количестве. В этом случае продолжали бы расти и далее, с увеличением расстояния, различия между мелкими площадками. Рост различий с увеличением расстояний между большими площадками происходит в связи с тем, что при этом площадки отличаются в основном не набором разностей растительности, а их соотношениями. Кроме площади выявления разнообразия растительности, существует и площадь выявления соотношения разностей.

3. Но возможен и такой случай, когда различия между мелкими площадками будут возрастать непрерывно до тех пор, пока сравниваемые площадки находятся в пределах данного контура. Здесь мы не находим площади выявления разнообразия, так как с увеличением расстояния между площадками включаются все новые разности растительности. Маловероятно, что встретятся такого рода контуры больших размеров, но вполне вероятно, что такая ситуация будет иметь место при незначительной протяженности контуров. Такой контур будет соответствовать фрагменту фитоценоза.

Годрон (Godron, 1966) рассматривает несколько возможных случаев изменения сходства в связи с увеличением размеров площадок. Он отмечает, что в гетерогенной растительности с увеличением размеров площадок гетерогенность непрерывно растет. Если же имеется гетерогенность лишь мелкого масштаба, то с увеличением размеров площадок их гетерогенность будет уменьшаться, так как их сходство друг с другом будет увеличиваться. Возможен, однако, и такой случай, когда кривая изменения гетерогенности будут иметь минимум при определенном размере площадок, соответствующем участкам, включающим основное разнообразие растительности. Метод Годрона во многом аналогичен анализу изменений дисперсии обилия вида в зависимости от размера площадок, предложенному Грейг-Смитом (Greig-Smith, 1952).

По-видимому, в большинстве случаев варьирование внутри контуров будет иметь разный характер в разных направлениях. На это обращает внимание Пило (Pielou, 1965). Контур, имеющий площадь выявления разнообразия в одном направлении, может не иметь ее в другом. Пространственно-гомогенная в одном направлении растительность может быть клинальной в другом.

Проверка этих положений была проведена на двух трансектах, состоящих из 500 примыкающих друг к другу площадок по 1 м². Эти трансекты были заложены и описаны в первой половине августа 1965 г. в 30 км к западу от пос. Кайнар Семипалатинской области. Описываемый участок

находится в восточной части Центрально-Казахстанского мелкосопочника, в подзоне сухих типчаково-ковыльных степей. Обе трансекты были заложены на пологих шлейфах сопок, в нижней части их. Трансекты располагались поперек склона; разница в высотах между концами трансект была незначительной. Места для закладки трансект выбирались так, чтобы они целиком умещались в пределах контура растительности, не имеющего внутри себя более или менее резких границ.

Трансекта № 1 проходит через пространственно однородный контур (как это можно было установить предварительно на глаз), состоящий из чередующихся «пятен» с преобладанием над остальными видами *Stipa capillata* или *Helictotrichon desertorum*. Кроме этих видов, местами преобладают *Stipa rubens*, *S. lessingiana*, *Festuca sulcata* или *Artemisia frigida*.[1] Но обилия этих видов меняются довольно плавно, заметных изменений в составе сопутствующих видов обычно нет; провести какие-либо обоснованные границы в этом случае практически невозможно. Здесь мы имеем дело не с комплексом или сочетанием сообществ, а с тем явлением, которое А. А. Ниценко (1966) назвал «узором доминирования». При этом на довольно стабильном общем флористическом фоне происходит изменение соотношений между наиболее обильными видами. Такие образования, видимо, целесообразнее рассматривать как равные по рангу фитоценозу, но учитывая большую вариабильность обилия доминирующих видов, их можно назвать гиперценозами.

Трансекта № 2 располагается в гораздо более однородном контуре растительности. Она представляет собой довольно типичную для этого района сухую степь. Доминируют в ней *Stipa capillata* и *Festuca sulcata*. Конечно, и в этом случае соотношения между ними не остаются постоянными, но колебания вокруг среднего обилия этих видов здесь менее значительны и никаких крупных «пятен» доминирования они не создают. Кроме того, характеризуются высокой встречаемостью *Artemisia frigida*, *Veronica incana*, *Orostachys spinosa*, *Jurinea multiflora*, *Caragana pumila*, *Koeleria gracilis*, *Parmelia vagans*, *Ephedra distachya*. Для этой трансекты характерно высокое постоянство видового состава. Все перечисленные 10 видов встречаются почти на каждом квадратном метре, а кроме них на каждом квадратном метре встречается в среднем 3—4 других вида.

Обе трансекты было заложены так, чтобы по ходу их не было заметных изменений в составе растительности. Мы стремились к тому, чтобы растительность была пространственно гомогенной.

На каждой площадке отмечалось покрытие всех видов растений. Прежде чем вычислять сходство между площадками, из каждого значения покрытия извлекался квадратный корень. Это делалось для того, чтобы снизить роль доминирующих видов в определении величины сходства, повысить роль видов с малым обилием и придать большее значение разницам в покрытии при невысоких их значениях (Василевич, 1967а). Затем из 500 площадок каждой трансекты была получена регулярная выборка в 100 площадок. В обоих случаях отбирались 1-я, 6-я, 11-я. 16-я и последующие площадки с таким же интервалом и определялось сходство этих площадок с соседними, т. е. первой со второй, шестой с седьмой и т. д. В качестве меры различия рассматривалось расстояние между площадками в многомерной прямоугольной системе координат, где осями служат покрытия видов, подвергнутые указанной выше трансформации. Из полученных таким путем 100 квадратов расстояний между площадками находили среднюю арифметическую, которая и служила средней мерой различия между соседними площадками. Затем эта процедура повторялась для площадок, расположенных на трансекте черед одну площадку (т. е. для 1-й и 3-й, 6-й и 8-й и т. д.), и точно так же вычислялось среднее значение квадрата расстояния. Далее брались площадки, расположенные через 2, 3, 4 и более площадок и прослеживалось изменение средних квадратов расстояний в зависимости от удаленности площадок друг от друга

[1] Названия видов даны по «Флоре СССР».

на местности. Полученные результаты приведены в таблице, которая показывает, что вначале с увеличением расстояния между площадками различия между ними возрастают довольно быстро. На трансекте 1 различия между площадками возрастают до максимума при расстоянии между центрами площадок в 51 м, а затем стабилизируются. На трансекте 2 стабилизация наступает гораздо раньше, при расстоянии между центрами площадок уже около 7—10 м. Но тенденция к росту различий сохраняется и далее, хотя становится более слабой. При расстоянии между центрами площадок в 101 м достигнуто максимальное значение различий — 13.992.

Изменение средних различий между площадками в зависимости от расстояния между ними (для площадок в 1 м²)

№ трансект	Расстояние между центрами площадок (в м)											
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
1	16.022	21.663	22.390	23.325	25.810	27.213	28.210	28.836	28.754	28.046	29.849	30.075
2	7.008	9.523	10.438	10.028	10.208	11.173	12.727	12.899	11.825	11.959	—	—

Продолжение

№ трансект	Расстояние между центрами площадок (в м)										
	13	14	15	19	20	24	31	51	76	101	111
1	30.511	28.971	30.594	31.177	—	33.124	33.751	39.062	38.124	36.465	38.122
2	—	—	—	—	11.932	—	12.760	—	—	13.992	—

На рис. 1 приведены эти же данные, но только здесь по оси абсцисс для расстояния между центрами площадок принята логарифмическая шкала. Из этого графика видно, что в обоих случаях увеличение средних различий между площадками идет непрерывно с увеличением логарифма расстояния между их центрами. Для варьирования обилия отдельных видов Гудолом (1961) было показано, что имеется прямолинейная зависимость между дисперсией и логарифмом расстояния. Для проверки этого положения нами были составлены линейные уравнения регрессии величины различий между площадками по логарифму расстояния между ними. Для первой трансекты было получено уравнение:

$$\bar{R}^2 = 18.00 + 10.6 \lg l,$$

где $\bar{R}^2$ — средний квадрат расстояния между площадками в многомерной системе координат, что является мерой их различий, а l — расстояние на местности между центрами площадок. Соответствующее уравнение для второй трансекты:

$$\bar{R}^2 = 8.67 + 3.01 \lg l.$$

Из рис. 1 видно, что прямые, вычерченные по этим уравнениям, очень хорошо соответствуют полученным данным. Отклонения от линии регрессии в обоих случаях очень малы. Об этом свидетельствует и малое значение ошибки коэффициента регрессии, которая вычислялась по формуле (Снедекор, 1961):

$$S_b = \sqrt{\frac{\sum d_{yx}^2}{(n-2)\sum x^2}},$$

где Σd^2_{yx} — сумма квадратов разниц между значениями $\bar{R}^2$, вычисленными по уравнению и полученными по данным площадок, а Σx^2 — сумма квадратов значений логарифма расстояния между площадками.

Ошибка коэффициента регрессии для первой трансекты равна 0.223, а для второй трансекты 0.272. Следовательно, в обоих случаях мы получили коэффициенты регрессии, существенно отличающиеся от нуля, и зависимость различий между площадками от расстояния между ними можно считать достоверно установленной.

В общем виде эту зависимость можно записать в таком виде:

$$\bar{R}^2 = \delta + \gamma \lg l.$$

Два параметра, δ и γ, определяют характер связи между степенью различий и расстоянием между площадками. Что же представляют собой эти

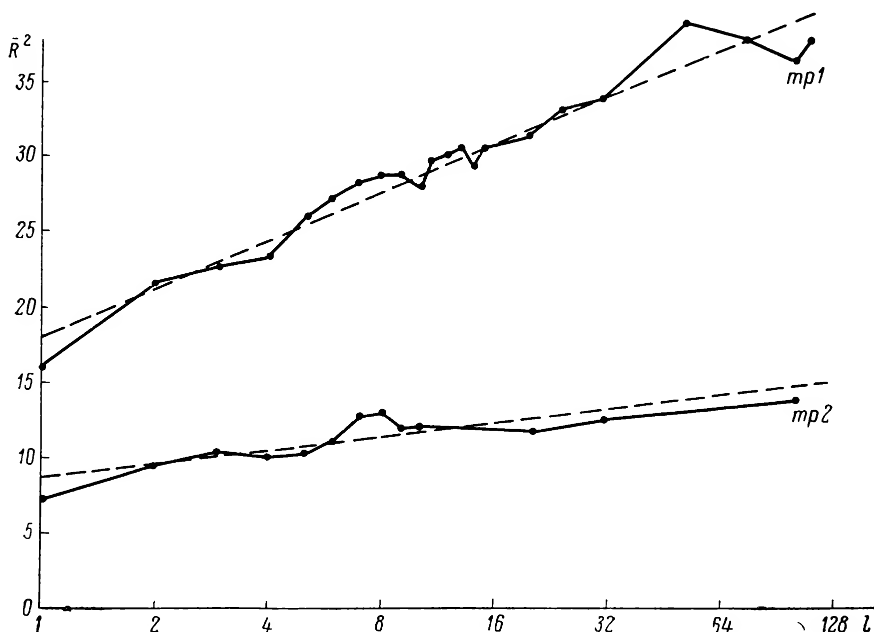


Рис. 1. Зависимость степени различий между площадками от расстояния между ними (для площадок в 1 м^2).

По оси абсцисс — расстояние между центрами площадок в метрах (логарифмическая шкала); *по оси ординат* — средний квадрат расстояния в многомерном пространстве; *сплошные линии* — эмпирические кривые; *пунктирные* — вычисленные по уравнению регрессии; *тр* 1 и *тр* 2 — трансекты.

параметры? Свободный член уравнения δ дает нам меру различий при $\log l = 0$, что соответствует расстоянию между центрами площадок, равному 1. Эту величину можно назвать начальным разнообразием, и она характеризует степень различий соседних площадок. Коэффициент регрессии γ показывает, насколько возрастают различия между площадками при каждом увеличении логарифма расстояния на 1. Так как мы пользовались десятичными логарифмами, то это соответствует увеличению расстояния в 10 раз. Эту величину мы можем рассматривать как показатель пространственной неоднородности растительности.

Таким образом, наши данные показывают, что на обеих трансектах происходит непрерывное увеличение различий между площадками и никаких подтверждений тому, что существует площадь выявления разнообразия растительности, мы не находим. Оба контура растительности следует считать клинальными.

Хотя установленная нами прямолинейная зависимость степени различий между площадками от расстояния между ними на местности и не позволяет выбрать тот размер более крупных площадок, пространственную гомогенность которых нужно исследовать, все же постараемся определить этот размер, пусть довольно условно. Из рис 1 видно, что эмпирическая линия для трансекты 2 имеет превышения над теоретической линией при

расстояниях между площадками в 7. 8 и 9 м. Мы можем предполагать, что на такой шкале (около 10 м) имеется определенная, хотя и слабо выраженная мозаичность растительности. При этом расстоянии площадки попадают в различные по строению «пятна», что и дает пик на эмпирической линии различий. На основании этого мы решили взять группы по 20 площадок, предполагая, что они включают уже все основное разнообразие растительности данной трансекты.

Эмпирическая кривая для трансекты 1 не имеет таких четких пиков, как для трансекты 2. Эта кривая все время резко идет вверх; максималь-

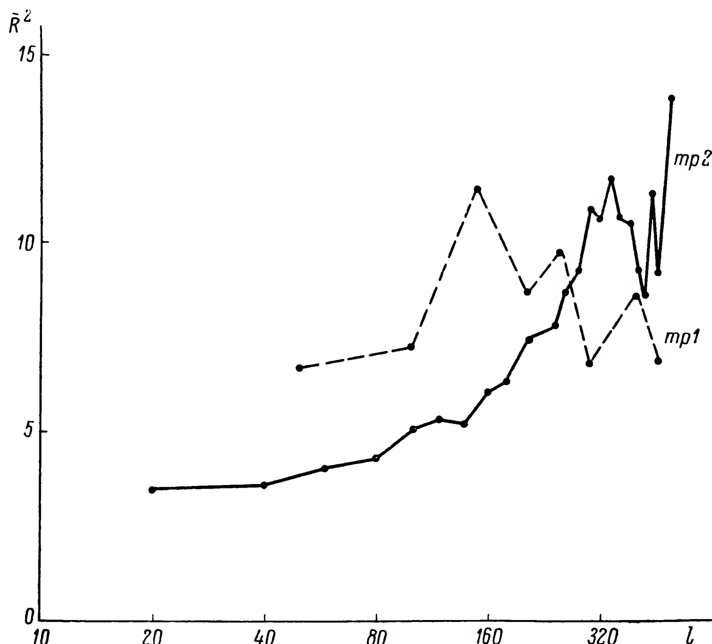


Рис. 2. Зависимость степени различий между площадками от расстояния между ними (для крупных площадок).

По оси абсцисс — расстояние между центрами площадок в метрах (логарифмическая шкала); *по оси ординат* — средний квадрат расстояния в многомерном пространстве; *тр* 1 и *тр* 2 — трансекты.

ное значение различий было получено при расстоянии между площадками в 51 м, в связи с чем для дальнейшей работы были взяты группы по 50 площадок. Конечно, в обоих случаях этот выбор был сделан довольно произвольно, и наши данные пригодны лишь для того, чтобы судить, как меняется исследуемая зависимость при увеличении размера площадок. Для определенных таким путем групп площадок было найдено среднее покрытие каждого вида, и вся работа по вычислению различий была проделана снова. На рис. 2 приведены кривые, показывающие изменение средних различий между укрупненными площадками в зависимости от логарифма расстояния между их центрами.

Кривая для трансекты 2 характеризуется непрерывным возрастанием различий при увеличении расстояния между центрами площадок. Сильные колебания в правой части кривой нельзя считать существенными, так как здесь средние значения получены из данных для малого числа площадок. К тому же здесь изменения различий связаны уже не прямолинейной зависимостью с логарифмом расстояния. При больших расстояниях между площадками кривая поднимается вверх гораздо круче. В данном случае мы не стали вычислять уравнений регрессии, а ограничились нахождением корреляционного отношения различий к логарифму расстояния. Здесь $\eta=0.575$, что говорит о довольно тесной связи между этими величинами. Так как увеличение различий между площадками происходит непрерывно

вплоть до максимальных значений расстояний, то мы должны считать данный контур растительности клинальным.

Иначе выглядит эта зависимость на трансекте 1 для групп по 50 площадок. Здесь вначале различия также растут с увеличением расстояния между центрами площадок. Но при расстоянии между центрами площадок в 150 м кривая имеет максимум, а затем различия между площадками становятся меньше. Поэтому мы имеем основание утверждать, что здесь при расстоянии между центрами площадок в 150 м, т. е. на отрезке трансекты длиной 200 м, исчерпывается все или почти все разнообразие растительности данного контура, и учитывая, что при дальнейшем увеличении расстояния между центрами площадок различия между ними падают, мы заключаем, что имеет место более или менее регулярное чередование соизмеримых с этими размерами элементов мозаики. Конечно, можно возразить. что если эти элементы имеют линейные размеры в несколько десятков метров, то это уже не мозаичность, а скорее комплекс или сочетание фитоценозов. К сожалению, чисто морфологическое понятие фитоценоза страдает очень большой неопределенностью. В частности, нет никаких твердых критериев, по которым мы могли бы установить, что это уже два разных фитоценоза, а не какие-то разности в пределах одного. В данном случае мы имеем один фитоценоз, так как изменения в составе доминирующих видов не сопровождаются заметными изменениями в составе сопутствующих видов.

Таким образом, трансекта 1 представляет собой мозаичный контур с довольно регулярно чередующимися участками доминирования разных видов. Площадь выявления разнообразия растительности в пределах этого контура имеет линейные размеры около 200 м. Такого рода контуры не вполне отвечают нашим представлениям о фитоценозе. Ярошенко (1942) в свое время писал о том, что не всегда растительный покров расчленен на ассоциации. В связи с этим им было предложено понятие макроассоциации, к сожалению, не нашедшее широкого применения. По аналогии с этим контур, представленный трансектой 1, можно назвать макроценозом. От фитоценоза в обычном понимании он будет отличаться прежде всего характером варьирования растительности. Если в пределах фитоценоза во всех участках сохраняются одни и те же доминирующие виды или имеется мозаичность мелкого масштаба, то в пределах макроценоза имеются крупные пятна с доминированием разных видов.

Результаты приведенного выше анализа двух трансект позволяют сделать следующие выводы.

В большинстве случаев существует довольно тесная линейная связь логарифма расстояния между площадками со степенью их различий. Разнообразие растительности в пределах контуров растет или непрерывно, или же исчерпывается, но лишь на площадках очень большого размера. Описание, сделанное на площадке 10×10 м, что обычно рекомендуется для травянистой растительности, во многих случаях не может представлять растительность большого контура в целом, так как такое описание будет включать лишь сравнительно небольшую долю варьирования растительности контура. Отсюда следует, что классификация, проведенная по таким описаниям, может отличаться от классификации контуров растительности, что в последнее время и учитывается в картографии.

Когда в пределах пробной площади закладывается серия мелких площадок и по ним рассчитывается необходимое число повторностей, необходимое для получения средней с заданной точностью, полученные результаты не могут быть непосредственно экстраполированы на весь большой контур. В связи с логарифмической зависимостью различий между площадками от расстояния между ними всякое увеличение линейных размеров исследуемой площади в 10 раз вызовет увеличение различий в γ раз. что потребует для получения той же точности увеличения числа площадок в $\sqrt{\gamma}$ раз.

ЛИТЕРАТУРА

Василевич В. И. (1966). Что считать естественной классификацией. В сб.: Философские проблемы современной биологии. — Василевич В. И. (1967а). К методике анализа границ фитоценозов. Бюлл. МОИП, отд. биолог., 72, 3. — Василевич В. И. (1967б). Статистические методы в геоботанике. Автореф. докторск. диссерт. — Василевич В. И. (1968). Место математических методов в решении некоторых проблем геоботаники. В сб.: Основные проблемы современной геоботаники. — Грейг-Смит П. (1967). Количественная экология растений. — Ипатов В. С. (1966). О понятии фитоценоз и элементарной ячейки общественной жизни растений. Вестн. ЛГУ, 15. — Коновалов Н. А. (1935). О площади выявления некоторых дубовых ассоциаций. Тр. Ленингр. общ. естествоисп., 64, 2. — Ниценко А. А. (1966). О критериях выделения растительных ассоциаций. Бот. журн., 8. — Раменский Л. Г. (1925). Основные закономерности растительного покрова и их изучение. — Раменский Л. Г. (1938). Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. — Снедекор Дж. У. (1961). Статистические методы в применении к исследованиям в сельском хозяйстве и биологии. — Сукачев В. Н. (1957). Общие принципы и программа изучения типов леса. В кн.: В. Н. Сукачев, С. В. Зонн, Г. П. Мотовилов. Методические указания к изучению типов леса. — Шенников А. П. (1964). Введение в геоботанику. — Ярошенко П. Д. (1942). О таксономии растительного покрова в условиях пестрой мозаики горных стран. Бот. журн., 1—2. — Ярошенко П. Д. (1961). Геоботаника. — Braun-Blanquet J. (1951). Pflanzensoziologie. 2-е изд. — Dahl E. (1960). Some measures of uniformity in vegetation analysis. Ecology, 41, 4. — Gordon M. (1966). Application de la théorie de l'information à l'étude de l'homogénéité et de la structure de la vegetation. Oecologia Plantarum, 1, 2. — Goodall D. W. (1961). Objective methods for the classification of vegetation. IV. Pattern and minimal area. Austral. Journ. Bot., 9, 2. — Greig-Smith P. (1952). The use of random and contiguous quadrats in the study of the structure of plant communities. Ann. Bot. N. S., 16, 62. — Pielou E. C. (1965). The concept of randomness in the patterns of mosaics. Biometrics, 21, 4. — Wirth M., G. F. Estabrook, D. J. Rogers. (1966). A graph theory model for systematic biology, with an example for the *Oncidiinae* (*Orchidaceae*). Systemat. Zoology, 15, 1.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 4 III 1969).

SUMMARY

The correlation between mean interplot similarity (or mean difference) and interplot distance must be absent in spatial homogeneous vegetation. Such type of variation would exist only when the plot size is not smaller than the representative area. The representative area comprises all compositional heterogeneity of the phytocoenosis. The studies were carried out along two transects consisting of 500 contiguous sample plots (1 sq. m. each) in Festuca sulcata-Stipa capillata dry steppes. There was a close linear dependence between the average dissimilarity of sample plots and the log distance between them. The dissimilarity between the plots increased continuously, and this made impossible determining the size of the representative area. Sample areas consisting of 10 and 50 plots also exhibit the increase of the average dissimilarity with the increasing distance between them. It was only in one of the transects that at distances over 150 m between the plot centres no further increase of the dissimilarity was observed.

УДК (018).0001.2 : 582

В. М. Шмидт

О ДВУХ МЕТОДАХ ТАКСОНОМИЧЕСКОГО АНАЛИЗА

С 4 рисунками

V. M. SCHMIDT. ON TWO METHODS OF TAXOHOMIC ANALYSIS

В настоящее время существует несколько методов таксономического анализа, имеющих своей целью установление сходства или родства систематических категорий. При переводе на язык цифр имеющейся о таксоне информации возникает потребность в математической оценке значимости используемых признаков. На наш взгляд, следует строго разграничивать таксономическую и филогенетическую значимость признаков и, соответственно, различать их оценки — таксономический и филогенетический веса.

Таксономическая значимость признака характеризуется, например, частотой его встречаемости и отражает, таким образом, современное положение и важность признака в системе учитываемых признаков данного таксона. Получаемые при этом оценки (таксономические веса) ведут к установлению меры сходства между систематическими категориями, но не гарантируют безусловно правильного суждения о степени истинного родства последних.

Для установления степени родства между таксонами в основу таксономического анализа следовало бы положить филогенетическую значимость признаков, оцениваемую в зависимости от их эволюционной роли и истории развития. Однако филогенетическая значимость подавляющего большинства признаков таксонов невысокого ранга (видов, родов) нам, к сожалению, неизвестна. Это обстоятельство вынуждает сторонников количественной таксономии разрабатывать методы, связанные с оценкой не филогенетической, а таксономической значимости признаков. При этом нередко таксономические построения без достаточных на то оснований интерпретируются с филогенетической точки зрения.

Обладая указанным недостатком, методы таксономического анализа распадаются, однако, на две группы, резко отличающиеся друг от друга по своему подходу к оценке таксономической значимости признака. «Числовая таксономия» (Sneath a. Sokal, 1962; Sokal a. Sneath, 1963, и др.), получившая в последние годы известное признание среди зарубежных систематиков, исходит из давно отвергнутого ходом развития науки адансоновского постулата о таксономической равноценности всех без исключения признаков. В своей расчетной части сюда примыкает и получивший недавно дальнейшее развитие польский метод дендритов (Kowal, Kuźniewski, 1958, 1960; Kowal, 1961, 1965), хотя, разумеется, его графическое завершение (собственно «дендрит») может быть полезно при работе любым методом для наглядного изображения итоговых таксономических связей.

Из признания таксономической равноценности признаков с необходимостью вытекает ряд неприемлемых для настоящего систематика положений: стремление использовать максимально возможное количество признаков без их предварительного биологического отбора, сосредоточение

внимания на оценке степени сходства, а не родства таксонов, требование статичности филогенетических построений, претензия на освобождение труда систематиков от «филогенетических спекуляций» и т. п. Дело доходит даже до сожалений по поводу того, что современный уровень развития систематики не позволяет относить одну и ту же особь одновременно к двум различным таксонам!

Критика подобных методов не входит в задачу настоящей работы, целью которой является сравнение двух отечественных методов таксономического анализа, признающих таксономическую неравноценность признаков и исходящих из необходимости их предварительного «взвешивания». Речь идет о методах Е. С. Смирнова (1960, 1962, 1963, 1966а, 1966б, 1968а, 1968б, 1969) и П. П. Гембаряна (1964, 1965, 1966, 1968). Признание таксономической неравноценности признаков, хорошо известной систематикам, позволяет включать в анализ сравнительно небольшой набор отобранных признаков, качественно характеризующих данный таксон. В определенной мере это помогает интерпретировать результаты анализа не с точки зрения чисто феноменологического сходства, как поступают сторонники «числовой таксономии», а придавать им некоторый филогенетический смысл. В связи с этим нельзя не подчеркнуть, что привлечение к таксономическому анализу огромного числа «лишних» признаков, несмотря на кажущуюся статистическую обоснованность, способно лишь исказить истинную филогенетическую сущность взаимоотношений между изучаемыми таксонами: в массе второстепенных признаков «тонут» признаки, действительно имеющие филогенетическое значение.

Между методами Е. С. Смирнова и П. П. Гамбаряна, несмотря на общность исходной позиции, имеются, однако, расхождения биологического порядка, не говоря уже о том, что они используют для решения одной и той же задачи совершенно различный математический аппарат.

Основное биологическое отличие состоит в том, что авторы упомянутых методов по-разному оценивают таксономический вес наиболее редкого признака. Поясним это на примере с одновременным изложением хода вычислений.

Допустим, что из 10 видов рода 2 вида обладают красным (А), а 8 — белым (а) венчиком. Это можно изобразить следующей формулой:

$$2А + 8а = 10. \quad (1)$$

По методу Е. С. Смирнова,[1] красная окраска венчика, как более редкая в роде, получает и более высокую оценку, чем белая. Достигается это путем вычисления удельных (или таксономических) весов совпадения признаков, представляющих собою обратные отношения коэффициентов в формуле (1):

$$\omega_{АА} = \frac{8}{2} = 4.00 \quad \text{и} \quad \omega_{аа} = \frac{2}{8} = 0.25. \quad (2)$$

Таким образом, совпадение двух видов по признаку А оценивается четверкой, а совпадение по признаку а — одной четвертью, т. е. обратно пропорционально частоте их встречаемости в пределах рода. Так поступают со всеми совпадающими признаками. Если же признаки не совпадают (например, А у одного и а у другого вида), то таксономический вес этого несовпадения, по некоторым соображениям, основанным на теории вероятности, оценивается отрицательной единицей. Среднее арифметическое из суммы таксономических весов совпадения и несовпадения всех учитываемых признаков для каждой пары видов и составляет показатель, названный Е. С. Смирновым таксономическим отношением двух (x и y) видов:

$$t_{xy} = \frac{1}{n} \sum_{n} \omega_i, \quad (3)$$

где n — число признаков.

[1] Более подробно метод Е. С. Смирнова рассмотрен нами в другой работе (Шмидт, 1962).

Вполне определенным является и биологический смысл таксономического отношения вида к самому себе (t_{xx}), служащего показателем степени оригинальности (специфичности) вида в пределах рода (все признаки вида, разумеется, совпадают сами с собой, но эти совпадения могут у разных видов иметь разный вес).

Иначе подходит к оценке таксономического веса признаков П. П. Гамбарян. Прежде всего он не согласен с тем, что совпадение видов по редкому в роде признаку больше говорит нам об их родстве, чем совпадение по признаку банальному (частому). По мнению Гамбаряна, это было бы справедливо лишь в том случае, если бы древние признаки не исчезали в ходе эволюции, а также, если бы учитываемые признаки не могли быть новообразованиями, возникшими параллельно у разных (и, возможно, филогенетически далеких) видов, о чем систематик чаще всего не может судить. Не согласен Гамбарян и с тем, что, по методу Смирнова, максимальная оценка наличия признака (А) автоматически ведет к минимальной оценке его отсутствия (а).

При «взвешивании» признаков Гамбарян исходит из основных положений теории информации. Прежде всего определяется частота (эмпирическая вероятность) наличия (p) и отсутствия (q) признака в роде. Для нашего примера (1) это означает: $p=0.2$ и $q=0.8$ (всегда $p+q=1$). Затем по этим частотам находят энтропию H (X), как меру общей информации при совпадении признаков, причем совпадение по А (тезе) и а (антитезе) оценивается одинаково:

$$H(X) = -(p\lg_2 p + q\lg_2 q), \qquad (4)$$

где значения $-p\lg_2 p$ и $-q\lg_2 q$ берутся из специальной таблицы (табл. 1, по Гамбаряну, 1964). В рассматриваемом примере: $-p\lg_2 p=0.4644$, $-q\lg_2 q=0.2575$ и $H(X)=0.4644+0.2575=0.7219$.

ТАБЛИЦА 1

Значения $-p\lg_2 p$ и $-q\lg_2 q$ (ноль целых всюду опущен)

$-p\lg_2 p$, $-q\lg_2 q$	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9
0.0	0	0644	1128	1518	1858	2161	2435	2686	2915	3126
0.1	3322	3503	3671	3826	3971	4105	4230	4346	4453	4552
0.2	4644	4728	4806	4877	4941	5000	5053	5100	5142	5179
0.3	5211	5238	5260	5278	5292	5301	5306	5307	5305	5298
0.4	5288	5274	5256	5236	5210	5184	5153	5120	5083	5043
0.5	5000	4954	4906	4854	4800	4744	4685	4623	4558	4491
0.6	4422	4350	4276	4199	4121	4040	3957	3871	3784	3694
0.7	3602	3508	3412	3314	3215	3113	3009	2903	2796	2687
0.8	2575	2462	2348	2231	2112	1992	1871	1748	1623	1496
0.9	1368	1238	1107	0974	0839	0703	0565	0426	0284	0144

Посредством суммирования энтропий всех совпадающих положительных и отрицательных признаков получают показатель близости двух видов:

$$T_{xy} = \sum_k H(X), \qquad (5)$$

где k — число совпадающих признаков. Несовпадение признаков по методу П. П. Гамбаряна получает нулевую оценку, т. е. попросту не учитывается.

Расхождения в оценке таксономического веса признаков двумя методами и различия в используемом математическом аппарате ведут, естественно, и к расхождению получаемых результатов. Постараемся выяснить, однако, насколько велико это расхождение и каково соотношение между показателями t и T.

Прежде всего отметим, что существует случай, когда таксономические оценки признаков двумя методами совпадают. Это осуществляется при наличии так называемого эквимодального распределения признаков, например, когда 5A+5a=10. Нетрудно видеть, что здесь $\omega_{AA} = \omega_{aa} = H(X) = 1$, так как $p = q = 0.5$ (табл. 1).

Рассмотрим произвольный пример таксономического анализа четырехчленного рода по 10 признакам, обладающим эквимодальным распределением, составленный с расчетом наиболее резкого расчленения рода на две группы видов при условии, что каждый вид диагностируется по одному признаку (табл. 2).

ТАБЛИЦА 2

Произвольный пример таксономического анализа четырехчленного рода

Виды				По Е. С. Смирнову		По П. П. Гамбаряну	
1	2	3	4	тип распределения	удельные веса (ω)	частоты	энтропия H (X)
A B C Д E F G H I K	A B C Д E F G H I k	a b c d e f g h i K	a b c d e f g h i k	2Z+2z=4	$\omega_{ZZ}=1$ $\omega_{zz}=1$	p=0.5 q=0.5	H(X)=1

По приведенным выше формулам (3 и 5) производим расчет интересующих нас показателей. Например, для 1-го и 2-го видов:

$$t_{1.2} = \frac{1}{10}(1 \times 9 - 1) = +0.8, \text{ а } T_{1.2} = 1 \times 9 = 9.0 \text{ и т. д.}$$

В итоге получаем следующие матрицы (табл. 3).

ТАБЛИЦА 3

Результаты таксономического анализа по данным табл. 2

А. По методу Е. С. Смирнова (t):

Виды	1	2	3	4	Σ
1	+1.0	+0.8	−0.8	−1.0	0
2	+0.8	+1.0	−1.0	−0.8	0
3	−0.8	−1.0	+1.0	+0.8	0
4	−1.0	−0.8	+0.8	+1.0	0
Σ	0	0	0	0	

Б. По методу П. П. Гамбаряна (T):

Виды	1	2	3	4	Σ
1	10	9	1	0	20
2	9	10	0	1	20
3	1	0	10	9	20
4	0	1	9	10	20
Σ	20	20	20	20	

Поскольку показатели t и T — числа абсолютные и справедливые только для рассматриваемого примера, результаты анализа следует признать полностью совпадающими: различия в соответствующих значениях таксономических отношений одинаковы и дают повод для расчленения нашего гипотетического рода на две части (1—2 и 3—4 виды), причем это деление по методу Е. С. Смирнова подчеркивается положительными значениями t, а по методу П. П. Гамбаряна — бо́льшими величинами соответствующих значений T.

Таким образом, в данном случае, когда $\omega = H(X) = 1$, оба метода дают совершенно одинаковый результат, подтверждая умышленно заложенную в исходные данные тенденцию.

Анализ подобного рода примеров показывает, что, независимо от числа видов и числа признаков, соотношение значений t и T при соблюдении условия $\omega = \mathrm{H}(\mathrm{X}) = 1$ обнаруживает прямую пропорциональную зависимость, что на графике выражается прямой линией (рис. 1). На практике, разумеется, удельные веса далеко не всегда равны энтропии и единице, т. е. только что указанная зависимость между t и T нарушается; в таком

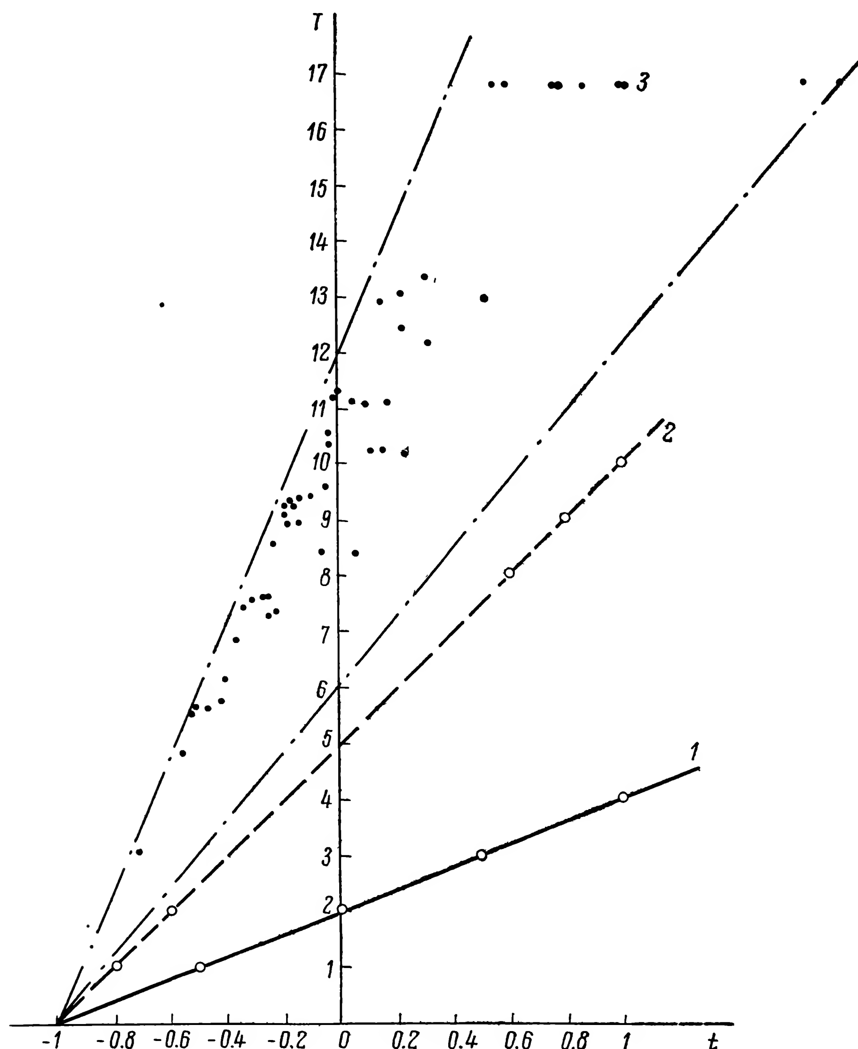


Рис. 1. Зависимость между значениями таксономических отношений (t) и показателей близости (T).

1 — при $\omega_{ZZ} = \omega_{zz} = \mathrm{H}(\mathrm{X}) = 1$ для 10 видов и 4 признаков; *2* — при том же условии для 10 видов и 10 признаков; *3* — по данным табл. 6 для 20 видов и 20 признаков (веер рассеивания). В первых двух случаях распределения были составлены с целью наиболее резкого расчленения рода на две части, причем каждый вид диагностировался хотя бы по одному признаку.

более общем случае точки на графике образуют довольно широкий веер рассеивания, а одним и тем же значениям T_{xx} могут соответствовать несколько разных значений t_{xx} (рис. 1). Последнее обусловлено тем, что по методу П. П. Гамбаряна все таксономические отношения видов к самим себе равны.

В связи со сказанным, связь между энтропией и удельным весом, а также зависимость их от частоты признака в роде были изучены более подробно. Рассмотрим, например, возможные бимодальные распределения признака у 20 видов рода и соответствующие им удельные веса и энтропии с интервалом $p = 0.1$ (табл. 4).

ТАБЛИЦА 4

Бимодальные распределения признака у 20 видов с интервалом p=0.1

Распределения	Удельные веса		Частоты		Энтропия
	ω_{AA}	ω_{aa}	p	q	H (X)
2A+18a=20	9.00	0.11	0.1	0.9	0.469
4A+16a=20	4.00	0.25	0.2	0.8	0.722
6A+14a=20	2.33	0.43	0.3	0.7	0.881
8A+12a=20	1.50	0.67	0.4	0.6	0.971
10A+10a=20	1.00	1.00	0.5	0.5	1.000
12A+ 8a=20	0.67	1.50	0.6	0.4	0.971
14A+ 6a=20	0.43	2.33	0.7	0.3	0.881
16A+ 4a=20	0.25	4.00	0.8	0.2	0.722
18A+ 2a=20	0.11	9.00	0.9	0.1	0.469

Интересующие нас соотношения графически отражены на рис. 2 и 3. Отчетливо видно, что если энтропия варьирует в пределах от 0 до 1, то удельные веса совпадения признаков — от 0 до ∞. При одном и том же значении энтропии может быть два значения удельных весов (ω_{ZZ} и ω_{zz}), а равенство $\omega=H(X)=1$ достигается только при $p=q=0.5$. Отметим также, что при значениях удельных весов в пределах от 0 до 1 энтропия H (X) отличается от них не слишком сильно, но с возрастанием величины ω (т. е. с увеличением степени редкости признака) разрыв между указанными величинами резко нарастает; это вполне понятно, если вспомнить разницу в оценке редкого признака авторами двух методов.

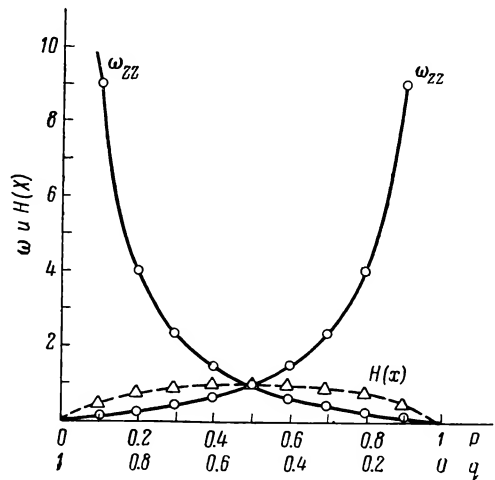


Рис. 2. Зависимость удельного веса (ω) и энтропии H (X) от частоты (p и q) встречаемости признака.

Несмотря на описанные различия, изучение множества произвольных распределений разного числа признаков у разного количества видов в роде с искусственно создаваемой различной степенью редкости отдельных признаков показало, что таксономические результаты применения обоих методов в конечном счете оказываются довольно сходными. В качестве примера рассмотрим произвольное распределение 20 признаков у 10-членного рода с различными частотами, характеризующее достаточно обычный на практике случай (табл. 5).

Расчет таксономических показателей по методам Е. С. Смирнова и П. П. Гамбаряна приводит к следующим матрицам (табл. 6). Несмотря на кажущийся разнобой между величинами t и T, обе матрицы (6) сильнейшим образом скоррелированы: корреляционное отношение между соответствующими значениями t и T, относящимися к одним и тем же парам видов, оказалось равным $\eta_{Tt}=0.91$. Для наглядного выявления взаимоот-

ТАБЛИЦА 5

Таксономический анализ произвольного 10-членного рода по 20 признакам

Виды										По Е. С. Смирнову			По П. П. Гамбаряну		
										типы распределений	удельные веса		частоты		энтропия
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10		ω_{ZZ}	ω_{zz}	p	q	H (X)
q	Q	Q	Q	Q	Q	Q	Q	Q	Q	9Z+1z=10	0.11	9.00	0.9	0.1	0.469
r	R	r	r	r	r	r	r	r	r	1Z+9z=10	9.00	0.11	0.1	0.9	
E	E	e	e	e	e	e	e	e	e	2Z+8z=10	4.00	0.25	0.2	0.8	0.722
F	f	f	F	f	f	f	f	f	f						
o	o	o	o	O	o	O	o	o	o						
g	G	g	G	G	G	G	G	G	G	8Z+2z=10	0.25	4.00	0.8	0.2	
P	p	p	P	P	P	P	P	P	P						
A	a	a	A	A	a	a	a	a	a	3Z+7z=10	2.33	0.44	0.3	0.7	0.881
c	c	C	c	c	C	c	c	c	C						
d	d	d	d	d	D	D	D	d	d						
t	T	t	t	t	T	T	t	t	t						
b	b	b	B	B	B	B	B	B	B	7Z+3z=10	0.44	2.33	0.7	0.3	
S	s	S	S	S	S	s	s	S	S						
i	i	i	i	i	I	I	I	I	i	4Z+6z=10	1.50	0.67	0.4	0.6	0.971
K	K	K	K	k	k	k	k	k	k						
L	l	l	L	l	L	l	L	l	l						
H	h	H	H	H	H	h	h	h	h	5Z+5z=10	1.00	1.00	0.5	0.5	1.000
m	m	M	M	M	m	M	m	m	M						
N	n	n	N	N	n	n	N	N	n						
u	U	U	u	u	U	u	u	U	U						

ТАБЛИЦА 6

Результаты таксономического анализа
по данным табл. 5

Виды	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
					По Е. С. Смирнову					
1	+1.78	—0.07	+0.06	+0.52	—0.04	—0.42	—0.71	—0.25	—0.34	—0.52
2	—0.07	+1.65	+0.23	—0.47	—0.51	—0.22	—0.06	—0.25	—0.16	—0.15
3	+0.06	+0.23	+1.11	—0.14	—0.18	—0.09	—0.41	—0.56	—0.23	+0.22
4	+0.52	—0.47	—0.14	+0.87	+0.30	—0.27	—0.36	—0.10	—0.18	—0.17
5	—0.04	—0.51	—0.18	+0.30	+0.79	—0.31	+0.12	—0.14	—0.01	0
6	—0.42	—0.22	—0.09	—0.27	—0.31	+0.87	+0.15	+0.17	+0.05	+0.09
7	—0.71	—0.06	—0.41	—0.36	+0.12	+0.15	+1.02	+0.32	—0.03	—0.03
8	—0.25	—0.25	—0.56	—0.10	—0.14	+0.17	+0.32	+0.78	+0.22	—0.18
9	—0.34	—0.16	—0.23	—0.18	—0.01	+0.05	—0.03	+0.22	+0.55	+0.15
10	—0.52	—0.15	+0.22	—0.17	0	+0.09	—0.03	—0.18	+0.15	+0.60
					По П. П. Гамбаряну					
1	16.75	7.03	8.38	12.95	9.57	5.77	3.07	7.65	7.44	5.53
2	7.03	16.75	10.19	5.62	5.62	7.40	8.41	7.28	9.25	9.34
3	8.38	10.19	16.75	8.97	8.97	8.75	6.23	4.87	8.60	12.45
4	12.95	5.62	8.97	16.75	13.36	7.56	6.87	9.44	9.23	9.32
5	9.57	5.62	8.97	13.36	16.75	7.56	10.25	9.44	11.17	11.26
6	5.77	7.40	8.75	7.56	7.56	16.75	10.29	11.10	11.13	11.04
7	3.07	8.41	6.23	6.87	10.25	10.29	16.75	12.17	10.38	10.53
8	7.65	7.28	4.87	9.44	9.44	11.10	12.17	16.75	13.01	9.16
9	7.44	9.25	8.60	9.23	11.17	11.13	10.38	13.01	16.75	12.90
10	5.53	9.34	12.45	9.32	11.26	11.04	10.53	9.16	12.90	16.75

ношений между видами в анализируемом примере удобно воспользоваться алгоритмом «максимального корреляционного пути» (Выханду, 1964), что приводит нас к следующим схемам таксономических связей (рис. 4).

Легко заметить, что даже и в этом примере, когда умышленно было

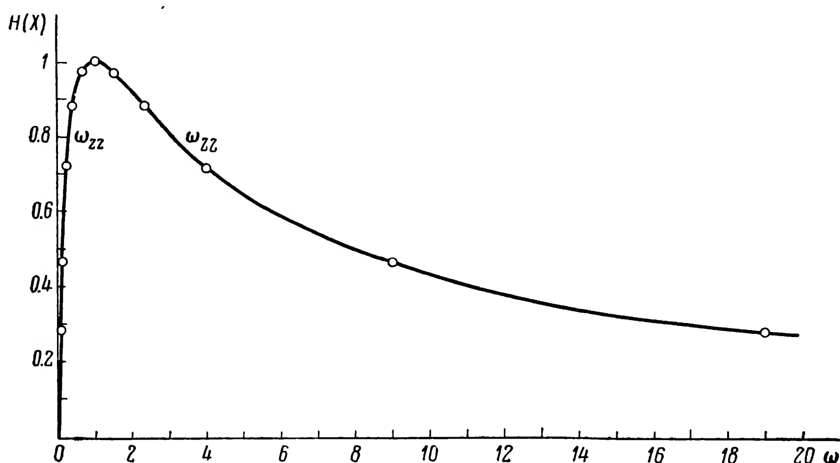


Рис. 3. Зависимость между удельным весом (ω) и энтропией H (X).

создано большое разнообразие частот распределения признаков, результаты применения двух методов примерно одинаковы. В самом деле, в зависимости от места положения минимальных связей, в обоих случаях мы должны разбить род на три группы видов, каждая из которых включает в себя одинаковый набор последних. Разница состоит только в несколько иной последовательности сцепления групп и в другом положении вида 6 в той же группе.

Сходство получаемых результатов на первый взгляд кажется трудно объяснимым, особенно если вспомнить противоположную оценку редкого признака, даваемую двумя методами. По-видимому, это сходство является результатом того, что, несмотря на свое различие, оба метода решают противоположным путем одну и ту же таксономическую задачу: метод Е. С. Смирнова нацелен на выделение из общей массы тех таксонов, которые наделены общими редкими признаками, а метод П. П. Гамбаряна, наоборот, сближает таксоны, имеющие большее число совпадающих банальных признаков. Математически это находит свое выражение в том, что при анализе любого варианта распределения признаков примерно половина значений удельных весов (ω) не превышает единицы, т. е. лежит в той

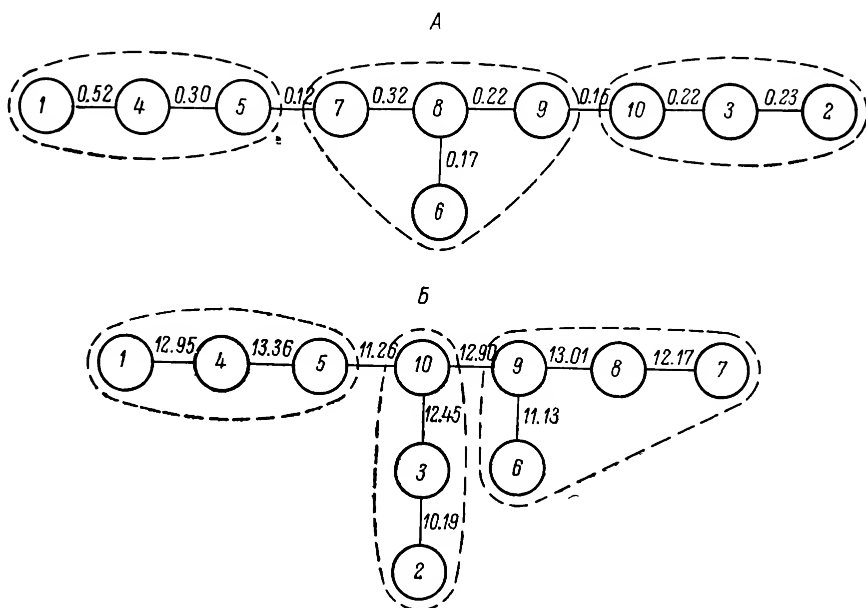


Рис. 4. Итоговые схемы таксономических связей по данным табл. 5.

А — по методу Е. С. Смирнова; *Б* — по методу П. П. Гамбаряна (подробнее в тексте).

области (рис. 2), где они ближе всего подходят к значениям энтропии H (X), тогда как очень редкие признаки, дающие наибольшую разницу между этими величинами, встречаются, как правило, достаточно редко.

В целом можно сделать вывод, что на практике вполне допустимо применение как одного, так и другого методов. Однако методу Е. С. Смирнова все же следует отдать определенное предпочтение. Мы уже видели, что этот метод обладает важным преимуществом, предоставляя возможность вычисления таксономического отношения вида к самому себе (t_{xx}), которое служит показателем степени оригинальности вида в пределах рода. При использовании метода П. П. Гамбаряна все значения T_{xx} получаются одинаковыми. Кроме того, метод Смирнова получил солидное математическое обоснование, чего нельзя сказать о методе Гамбаряна. В итоговой матрице, полученной первым методом, соблюдаются некоторые математические соотношения. Так, например, алгебраическая сумма t_{xx} и t_{xy} в каждой строке и в каждом столбце таблицы равна нулю (табл. 3). Это означает, что вся имеющаяся о роде информация распределена между видами действительно пропорционально частоте встречаемости признаков. В итоговой таблице, полученной методом П. П. Гамбаряна, такой закономерности нет, а одинаковые суммы T_{xx} и T_{xy} (табл. 3) получаются только в том частном случае, когда все признаки распределены одинаково. При использовании первого метода имеют место и другие соотношения ($2\Sigma t_{xy} + \Sigma t_{xx} = 0$; $\Sigma t_{xx} = s$, где s — число видов и т. д.), которые не только связывают компоненты рода

в единое целое, но и дают возможность удобной проверки правильности вычислений.

Е. С. Смирновым рассчитаны пределы, в которых могут варьировать таксономические отношения:

$$s-1>t_{xx}\geqslant\frac{1}{s-1} \text{ и } \frac{s-2}{2}>t_{xy}\geqslant 1 \quad (\text{при } s\geqslant 3), \qquad (6)$$

где s — число видов рода.

П. П. Гамбарян таких пределов не указывает, но, по нашим расчетам, они следующие:

$$n\geqslant T_{xx}>0 \text{ и } n-1\geqslant T_{xy}\geqslant 0, \qquad (7)$$

где n — число признаков.

Эти формулы (6, 7) означают, что величина t больше зависит от объема рода, а величина T — от числа учитываемых признаков. Другими словами, объем информации, распределяемой между видами, в одном случае зависит от числа самих видов, а в другом — от числа привлеченных к анализу признаков.

П. П. Гамбаряном (1964) выведена формула для расчета ошибки показателя T, однако смысл ее не совсем ясен, ибо, как и в методе Е. С. Смирнова, информация распределяется единственно возможным способом в зависимости от частоты признака, а энтропия в пределах каждого класса частот не варьирует. Рассчитывать же на то, что величина ошибки способна характеризовать пределы изменчивости T при привлечении к анализу новых признаков, нельзя, так как они могут быть распределены иначе и давать иную энтропию, нежели старые.

В заключение отметим, что обоим методам присущи два недостатка. Первый из них заключается в том, что показатели t и T, будучи числами абсолютными, справедливы только для анализируемого таксона и несопоставимы у разных таксонов. В отношении метода Смирнова это обстоятельство впервые было отмечено Сокэлом и Снитом (Sokal a. Sneath, 1963). Однако в своих последних работах Е. С. Смирнов (1968а, 1969) нашел простую возможность установления такой сопоставимости посредством перевода абсолютных значений t в относительные, не зависящие от объема таксона.

Более принципиален другой недостаток, свойственный, как уже говорилось, всем методам таксономического анализа. Он состоит в том, что оценка таксономического веса признака в зависимости от частоты его встречаемости с филогенетической точки зрения не может быть признана исчерпывающей. Два признака с одинаковой частотой, получающие одинаковую оценку, в действительности могут иметь разную историю развития, разное и неизвестное нам филогенетическое значение, а их совпадение, следовательно, должно свидетельствовать о разной степени филогенетической близости объектов. Если это так, то результат применения рассмотренных методов при всей своей таксономической точности может не обладать филогенетической достоверностью.

К сожалению, систематика не располагает сколько-нибудь обширным набором филогенетических критериев признаков видов. Более того, чем выше уровень организации растения, тем меньше мы можем судить о филогенетической значимости того или иного признака, а о подавляющем большинстве из них вообще ничего нельзя сказать в этом отношении. Более объективного критерия, чем частота, в нашем распоряжении пока еще нет, а возможности глазомерного учета филогенетической значимости признаков таксонов невысокого ранга крайне ограничены.

ЛИТЕРАТУРА

Выханду Л. К. (1964). Об исследовании многопризнаковых биологических систем. В сб.: Применение математических методов в биологии, 3, изд. ЛГУ. — Гамбарян П. П. (1964). Математический метод таксономии. Изв. АН Арм.ССР, 17, 12, биолог. науки. — Гамбарян П. П. (1965). Таксономический анализ рода *Pinus* L.

Изв. АН Арм. ССР, 18, 8, биолог. науки. — Гамбарян П. П. (1966). К систематике кавказских представителей рода *Pinus* L. Автореф. канд. диссерт. — Гамбарян П. П. (1968). Математический метод в классификации. Биолог. журн. Армении, 21, 10. — Смирнов Е. С. (1960). Таксономический анализ рода. Журн. общ. биолог., 21, 2. — Смирнов Е. С. (1962). О структуре трехчленного рода. В сб.: Вопросы общей зоологии и медицинск. паразитологии. — Смирнов Е. С. (1963). Проблема таксономического сходства в систематике. Журн. общ. биолог., 24, 3. — Смирнов Е. С. (1966а). О выражении таксономического сходства. Журн. общ. биолог., 27, 2. — Смирнов Е. С. (1966б). Комбинативный род и его дериваты. Журн. общ. биолог., 27, 6. — Смирнов Е. С. (1968а). О характерных особенностях таксономических отношений. Журн. общ. биолог., 29, 5. — (Смирнов Е. С.) Smirnov E. (1968б). Taxonomische Analyse als Mittel zum Aufbau eines natürlichen Systems. Beitr. Entomol., 18, 3—4. — Смирнов Е. С. (1969). Таксономический анализ. — Шмидт В. М. (1962). О методе таксономического анализа Е. С. Смирнова и некоторых возможностях его применения в ботанике. Бот. журн., 11. — Kowal T. (1961). Zastosowanie metody dendrytowei do badania zmienności fluktuacyinej. Kwart. Opolski, Zeszyty Przyrodn., 1. — Kowal T. (1965). Zasady i przyklady systematyki roślin metoda dendrytowa. — Kowal T., E. Kuźniewski. (1958). Metoda dendrytowa i sposób jej stosowania. Wiadom. Bot., 2. — Kowal T., E. Kuźniewski. (1960). Nowy sposób zastosowania metody dendrytowej. Wiadom. Bot., 4. — Sneath P. H., R. R. Sokal. (1962). Numerical taxonomy. Nature, 193. — Sokal R. R., P. H. Sneath. (1963). Principles of Numerical Taxonomy.

Ленинградский
государственный университет.

(Получено 18 IV 1969).

SUMMARY

The numerical taxonomy (Sneath a. Sokal, 1962; Sokal a. Sneath, 1963) assuming as a postulate the taxonomic equivalence of all the characters is perfectly unacceptable for any studies of the phylogenetic relations between systematic categories.

A detailed evaluation and comparison of the two methods of the taxonomic analysis proposed by Smirnov (1960, 1962, 1963, 1966 a, b, 1968) and by Gambarian (1964, 1965, 1966, 1968) respectively is made in this paper. Both methods proceed from the concept of the taxonomic inequivalence of different characters and involve the necessity of a preliminary determination of their taxonomic weight. Despite their biological differences, both these methods lead to similar taxonomic results. However Smirnov's method is notable for its more adequate mathematical substantiation, hence, decidedly preferable.

For the determination of the taxonomic weight of characters both these methods involve the use of their frequency, a criterion by no means perfectly reliable in the phylogenetic sense, since any two characters having the same frequency can differ from one another in their phylogenetic significance and vice versa. It should be kept in mind, that in such cases the taxonomic analysis can not always reveal the true phylogenetic relationships of systematic categories.

УДК 621.385.833.0001.2 : 581.821 : 582.542.1

Е. А. Мирославов

ИЗУЧЕНИЕ СУБМИКРОСКОПИЧЕСКОЙ МОРФОЛОГИИ ЭПИДЕРМИСА ЗЛАКОВ В СВЯЗИ С ВЫДЕЛЕНИЕМ ВОДНОРАСТВОРИМЫХ ВЕЩЕСТВ ЛИСТОМ

С 2 рисунками и 4 таблицами рисунков

E. A. MIROSLAVOV. STUDIES IN THE SUBMICROSCOPIC MORPHOLOGY OF THE EPIDERMIS IN GRASSES AS RELATED TO THE EXUSION OF WATER-SOLUBLE SUBSTANCES BY LEAVES

Одной из наименее изученных, но чрезвычайно интересных особенностей физиологии эпидермальной ткани является выделение ею различных водорастворимых веществ. Это явление было описано Аренсом (Arens, 1934) еще в 1934 г. Изучая химический состав влаги, попавшей на листья, он нашел в ней довольно большое количество различных водорастворимых веществ. Позднее данные Аренса были подтверждены точными исследованиями, выполненными с помощью меченых атомов (Tukey и др., 1958; Mecklenburg, Tukey, 1964; Mecklenburg и др., 1966). Было также показано, что выделение водорастворимых веществ не остается постоянным в процессе онтогенеза растения (Tukey и др., 1958). Анализируя обширную литературу, посвященную данному явлению, Т. В. Кириллова (1964) пришла к заключению, что выделение водорастворимых веществ листьями и корнями является нормальной функцией растения. К сожалению, изучению этого интересного явления уделяется очень мало внимания и до сих пор неясны физиологическое значение выделения водорастворимых веществ, механизм и пути их секреции. Сведения по субмикроскопической морфологии эпидермальной ткани безусловно могут дать очень много для разработки этих сложных вопросов. Однако строение эпидермальной ткани еще очень мало изучено под электронным микроскопом. Более подробно исследована структура поверхности эпидермиса с помощью метода реплик (Mueller и др., 1954; Scott и др., 1958; Schieferstein, 1959; Barrie, Juniper, 1960; Hall, Donaldson, 1962; Hall, 1967, и др.). Содержимое сформировавшихся эпидермальных клеток изучалось лишь у чешуй лука (Drawert a. Mix, 1963), колеоптиля овса (O'Brien, 1967) и таллома фукус (McCully, 1968). Данных по субмикроскопической морфологии обычных сформировавшихся эпидермальных клеток листа в известной нам литературе нет. Нами проведено сравнительное электронномикроскопическое исследование эпидермиса и мезофилла листа, а также эпидермиса цветковых чешуй ряда злаков. Некоторые особенности строения наружных стенок эпидермальных клеток изучались под световым микроскопом.

Материал и методика

В качестве объектов исследования для электронной микроскопии были взяты сформировавшиеся листья *Leymus racemosus* и *Triticum durum*, а также цветковые чешуи *T. durum*. Кусочки края листа фиксировались 3%-м глютаровым альдегидом в течение 7 часов и промывались 1—2 часа

в фосфатном буфере. Затем материал переносился в осмий на 12 часов, обезвоживался в серии спиртов и ацетоне и заливался в эпон. Поскольку оболочки эпидермальных клеток очень сильно утолщены и покрыты кутикулой, материал плохо пропитывался смолами и клетки часто сильно сжимались. Во избежание этого кусочки листа вначале помещались в 10%-й раствор смолы в ацетоне на 30 минут. Затем они проводились через 20, 30 и 40%-е растворы смолы (по 1—2 часа в каждом), а в 50%-м растворе оставались на ночь. Утром следующего дня материал переносился в 70%-й раствор смолы на 2—3 часа и заливался в капсулы. Капсулы оставлялись на двое суток при комнатной температуре и затем помещались в термостат при 60° на одни-двое суток. Следует указать, что полностью дифференцированные клетки эпидермиса нередко плохо фиксируются 3%-м глютаровым альдегидом. Поэтому О'Брайен (O'Brien, 1967) предлагает вначале фиксировать 0.5—1.5%-м глютаровым альдегидом и потом переносить в 5%-й раствор. Материал также фиксировался по Колфилду в течение 1 часа и заливался в смесь метил- и бутилметакрилата (в отношении 1 : 3) обычным способом.

Выявление протоплазматических тяжей в наружных стенках клеток эпидермиса под световым микроскопом проводилось у *Stipa pennata*, *Leymus racemosus*, *Zea mays* и *Poa annua* после обработки материала сулемовым фиксатором и окраски пиоктанином. Эта методика заключается в следующем. Кусочки свежего материала помещаются в сулемовый фиксатор (30%-й спирт — 40 см^3, древесный уксус — 10 см^3, 40%-й формалин — 5 см^3, щавелевая кислота — 2 г, сулема до насыщения) на 18 часов и промываются в 30%-м спирте около 5 часов. После этого делаются срезы, которые сразу же помещаются в 16%-й раствор иодистого калия на 5—10 минут. Затем срезы в течение 30 секунд окрашиваются в сернокислом растворе пиоктанина (1 г пиоктанина, 17 см^3 96%-й серной кислоты, 150 см^3 дистиллированной воды), промываются водой и заключаются в глицерин. Протоплазма окрашивается в темный цвет. Клеточные оболочки остаются прозрачными (Sievers, 1959).

Результаты исследования

К л е т к и   м е з о ф и л л а   л и с т а. Пластидный аппарат клеток мезофилла листа представлен типичными хлоропластами, имеющими довольно плотный матрикс и большое количество рибосомоподобных частиц. В матриксе пластид встречаются мелкие осмиофильные глобулы (табл. I, *а*). Митохондрии довольно многочисленны (табл. I, *а*). Часто они располагаются небольшими группами. В матриксе митохондрий выявляются рибосомоподобные частицы и интрамитохондриальные гранулы. Полости крист узкие (табл. I, *г*). Аппарат Гольджи развит слабо. Диктиосомы удается обнаружить лишь после просмотра большого количества срезов клеток. Иногда диктиосомы одиночные, но чаще они встречаются группами по 2, 3 и даже по 4. Каждая диктиосома состоит из 3—5 цистерн, по краям которых находится небольшое количество пузырьков.

Рибосомы многочисленны, они располагаются главным образом свободно в цитоплазме (табл. I, *а*). Некоторые рибосомы прикреплены к мембранам эндоплазматического ретикулума.

Эндоплазматический ретикулум развит слабо. Он состоит из плоских цистерн с гранулярными мембранами. Нередко цистерны эндоплазматического ретикулума расположены параллельно клеточной оболочке. В клетках основной ткани встречаются лизосомоподобные тела. Они имеют плотный зернистый матрикс и одинарную мембрану (табл. I, *а*). Размеры этих тел довольно разнообразны.

Э п и д е р м а л ь н ы е   к л е т к и. Пластидный аппарат эпидермальных клеток представлен мелкими лейкопластами со слабо развитой ламеллярной системой и зернистым матриксом (табл. II, *а*). В матриксе пластид иногда выявляются более светлые участки, заполненные фибриллярным

веществом, которое, по-видимому, представляет собой пластидную ДНК. Нередко в лейкопластах встречаются мелкие осмиофильные глобулы и везикулярные элементы.

Митохондрии довольно многочисленны, имеют хорошо развитую систему крист, плотный матрикс, рибосомоподобные частицы и интрамитохондриальные гранулы (табл. I, *б*). При фиксации глютаровым альдегидом и заливке в эпон обращают на себя внимание более широкие полости крист у митохондрий эпидермальных клеток, по сравнению с митохондриями клеток мезофилла листа (табл. I, *б*, *г*). При фиксации осмием и заливке в метакрилаты эта разница несколько сглаживается. Лизосомоподобные тела в клетках эпидермиса имеют такую же структуру, как в клетках мезофилла листа. Поскольку они встречаются довольно редко, трудно говорить о количественном соотношении этих структур в клетках эпидермиса и мезофилла.

Рибосом в эпидермальных клетках значительно меньше, чем в клетках мезофилла листа (табл. III, *б*). Они располагаются свободно в цитоплазме или прикреплены к мембранам эндоплазматического ретикулума.

Диктиосом в клетках эпидермиса больше, чем в клетках мезофилла. Чаще всего они встречаются около ядра и в цитоплазме, прилегающей к внутренним стенкам клетки, но могут находиться и рядом с наружной стенкой. Диктиосомы состоят из 4—7 цистерн и бывают двух видов. У одних диктиосом по краям цистерн располагаются пузырьки (табл. III, *а*), цистерны других имеют трубочки (табл. II, *б*), заканчивающиеся пузырьками, в которых нередко находится по одной темной крупной грануле (табл. II, *в*). Диктиосомы второго типа особенно часто встречаются в эпидермальных клетках цветковых чешуй и в клетках кроющих волосков листа пшеницы (табл. II, *в*, табл. IV, *а*). Кроме того, у пшеницы такие диктиосомы обычно находятся в клетках механической ткани, подстилающей эпидермис. В ассимиляционной ткани на просмотренных препаратах диктиосом, имеющих пузырьки с темными гранулами, обнаружить не удалось. Пока трудно сказать, чем объясняются такие различия в морфологии диктиосом. Возможно, это связано с фиксацией, а может быть и с их различным функциональным состоянием.

Эндоплазматический ретикулум клеток эпидермиса по сравнению с ретикулумом клеток ассимиляционной ткани развит значительно сильнее. При этом, помимо гранулярного ретикулума цистерноидного типа (табл. III, *б*), имеющегося и в субэпидермальных клетках, здесь обнаружен агранулярный ретикулум (табл. III, *б*). Наличие агранулярного ретикулума в эпидермальных клетках, на наш взгляд, является очень важным обстоятельством, так как ретикулум такого типа редко встречается в растительных клетках и характерен главным образом для выделительных тканей. Обращает на себя внимание неравномерное распределение эндоплазматического ретикулума. В некоторых участках клетки он занимает основную часть цитоплазмы, определяя ее облик (табл. III, *а*), в других его бывает значительно меньше. Цистерны ретикулума обычно располагаются параллельно клеточным стенкам. В ряде случаев можно было проследить, как агранулярный ретикулум через плазмодесмы переходит из одной клетки в другую.

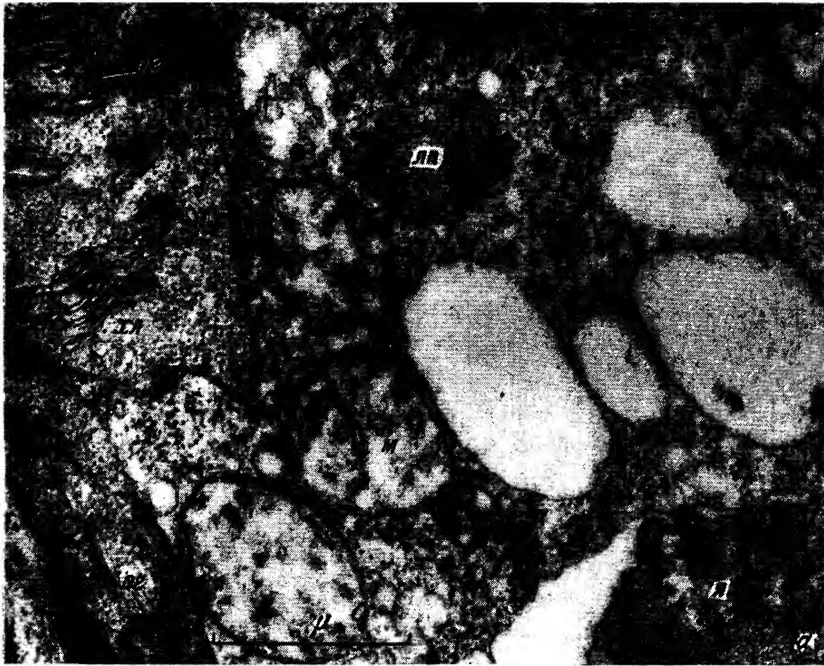
В клетках эпидермиса были обнаружены ломасомы. Эти структуры представляют собой еще очень мало изученные образования. На поперечных срезах они имеют вид отдельных кружочков и трубочек, расположенных между клеточной оболочкой и плазмалеммой (табл. I, *в*, табл. III, *в*). Как показал детальный анализ этих структур (Данилова и др., 1968), субъединицы ломасом представляют собой не отделенные от плазмалеммы мембраны, а выросты цитоплазмы, которые очень сильно увеличивают поверхность плазмалеммы, а следовательно и ее активность. В клетках мезофилла листа нам не удалось обнаружить эти структуры, тогда как в эпидермальных клетках они нередко выявлялись не только около внутренних, но и около наружных стенок. Помимо ломасом, плазмалемма эпидер-

мальных клеток образует также складки и инвагинации (табл. IV, *в*), обычно называемые пиноцитозными. В полости инвагинации иногда выявляются мелкие гранулы какого-то вещества. Инвагинации часто встречаются около наружных стенок эпидермальных клеток.

Среди эпидермальных клеток листа злаков очень часто встречаются кроющие трихомы. По своему строению их клетки во многом сходны с обычными клетками эпидермиса. Клетки трихом имеют лейкопласты, напоминающие лейкопласты эпидермальных клеток, большое количество митохондрий с сильно развитой системой крист, лизосомоподобные тела, ретикулум (табл. IV, *а*). Однако трихомы резко отличаются от обычных клеток эпидермиса и особенно мезофилла листа, значительно более развитым, высоко активным аппаратом Гольджи. Буквально на каждом срезе трихом находится большое количество диктиосом, которые довольно часто располагаются группами (табл. IV, *а*). Особенно много диктиосом около ядра, а также в пристенном слое цитоплазмы на значительном удалении от ядра. От диктиосом отходит много пузырьков, которые у трихом пшеницы и ржи нередко содержат темные гранулы. Характерной особенностью трихом является также наличие в их цитоплазме большого количества пузырьков различных размеров. По всей вероятности, эти пузырьки представляют собой производные аппарата Гольджи. Отделяясь от цистерн диктиосом, они, по-видимому, постепенно увеличиваются в размерах, превращаясь в мелкие вакуоли, которые впоследствии сливаются с крупной центральной вакуолей. Нередко клетки эпидермиса, прилегающие к трихомам, имеют точно такую же структуру (табл. IV, *б*).

При изучении эпидермиса злаков особое внимание было уделено наружным стенкам его клеток. С помощью специальных методов фиксации и окраски, описанных выше, в наружных оболочках эпидермальных клеток под световым микроскопом были обнаружены протоплазматические тяжи. Эти тяжи располагаются в поровых каналах, которые уже были отмечены в литературе (Ambronn, 1884; Петрова, 1958; Мирославов, 1962, 1963). Форма и размеры тяжей различны. В ряде случаев они проходят почти через всю толщу клеточной стенки (рис. 1, *а*). У других растений они углубляются в оболочку значительно меньше — примерно на 3/4 или даже 1/2 ее толщины (рис. 1, *б*). Иногда протоплазматические тяжи разветвляются (рис. 1, *в*). Как правило, описываемые структуры находятся в углах клеток и при рассматривании эпидермиса с поверхности располагаются двойными рядами, идущими вдоль антиклинальных стенок (рис. 2, *а*). В тех случаях, когда оболочки очень сильно утолщены, тяжи пронизывают и остальную часть наружной стенки клетки эпидермиса (рис. 2, *б*). Наибольшее количество протоплазматических тяжей было обнаружено у растений и их частей, имевших наиболее толстые эпидермальные оболочки. Так, наружные оболочки многих ксерофитов (*Stipa pennata*, *Leymus racemosus* и др.), имеющих толстостенный эпидермис, сплошь пронизаны порами. У листьев мезофитов, эпидермис которых имеет более тонкие оболочки, описываемых структур обнаружить не удалось (*Poa annua*). Однако цветковые чешуи таких растений имеют поры, так как оболочки клеток эпидермиса этих органов утолщены. Следует отметить, что в наиболее сухое и жаркое время года протоплазматические тяжи в наружных стенках клеток эпидермиса листа *Stipa pennata* нам обнаружить не удалось. При электронномикроскопическом изучении протоплазматических тяжей выявлена очень сильно выраженная складчатость их плазмалеммы (табл. IV, *в*). Кроме того, между плазмалеммой и клеточной оболочкой у тяжей нередко наблюдались мембраны, напоминающие субъединицы ломасом.

Было также проведено изучение эпидермальных клеток и трихом, заключенных в парафиновое масло. Кусочки молодого листа кукурузы помещались на предметное стекло в каплю парафинового масла, накрывались покровным стеклом и исследовались под световым микроскопом. Через некоторое время на поверхности волоска появлялись очень мелкие капли, размер и количество которых постепенно увеличивались. Особенно круп-







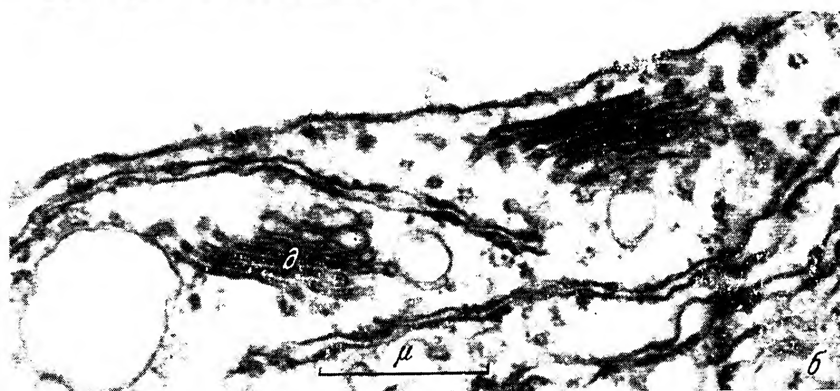


μ

Таблица I

а — участок клетки ассимиляционной ткани листа *Leymus racemosus* (Lam.) Tzvel.; *б* - митохондрии клетки эпидермиса листа *L. racemosus* (Lam.) Tzvel.; *в* — ломасома эпиде] мальной клетки листа *L. racemosus* (Lam.) Tzvel.; *г* — митохондрия клетки мезофилл листа *L. racemosus* (Lam.) Tzvel. Условные обозначения ко всем таблица и рисункам: *аэ* — агранулярный эндоплазматический ретикулум, *гэ* — гранулярны эндоплазматический ретикулум, *д* — диктиосома, *и* — инвагинация, *к* — клеточна стенка, *л* — лейкопласт, *ло* — ломасома, *лп* — лизосомоподобное тело, *м* — митохондри *ог* — осмиофильная глобула, *пд* — пузырьки диктиосом, *пт* — протоплазматически тяж, *хл* — хлоропласт, *я* — ядро.





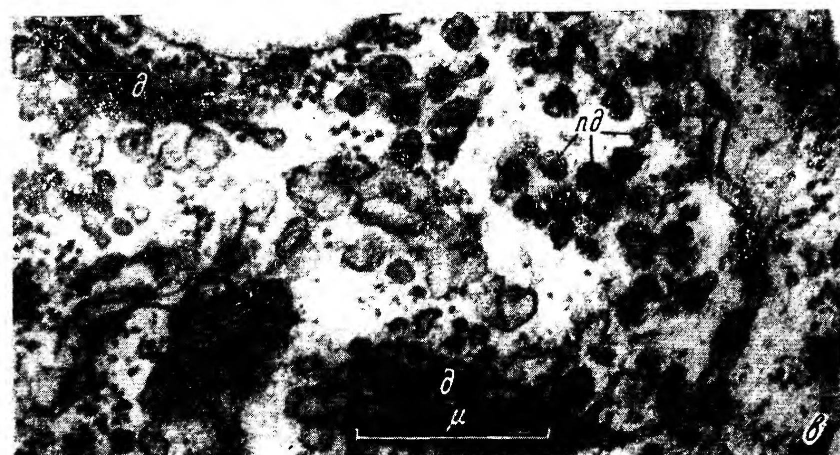
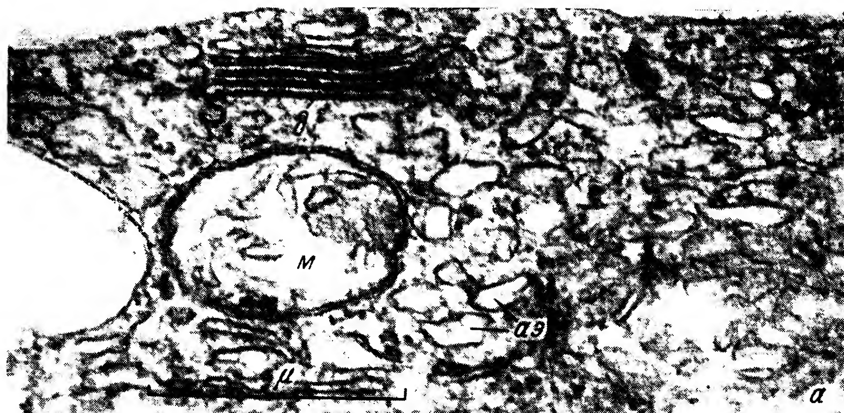
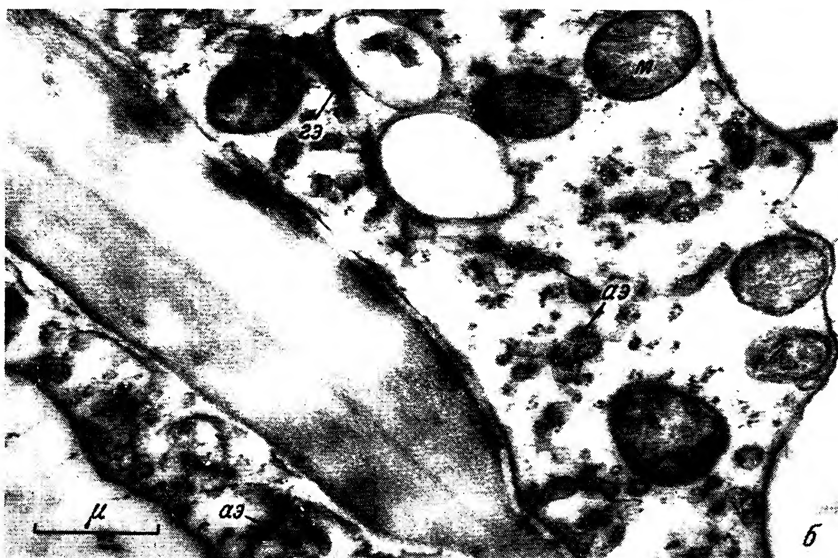


Таблица II

а — участок клетки эпидермиса листа *Leymus racemosus* (Lam.) Tzvel.; *б* — участок клетки эпидермиса листа *Triticum durum* L.; *в* — участок клетки эпидермиса цветковой чешуи *T. durum* L.





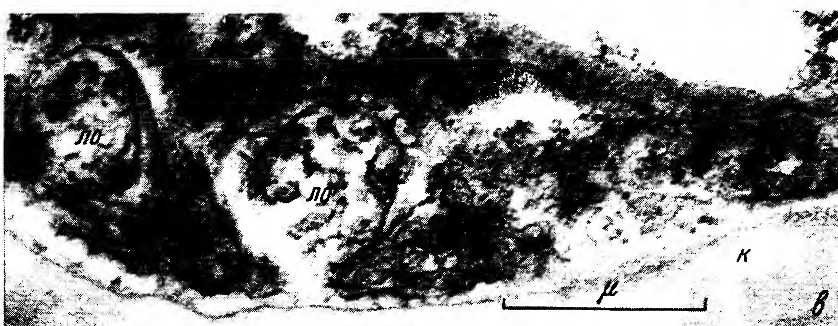


Таблица III

а, *б*, *в* — участки клеток эпидермиса *Leymus racemosus* (Lam.) Tzvel.

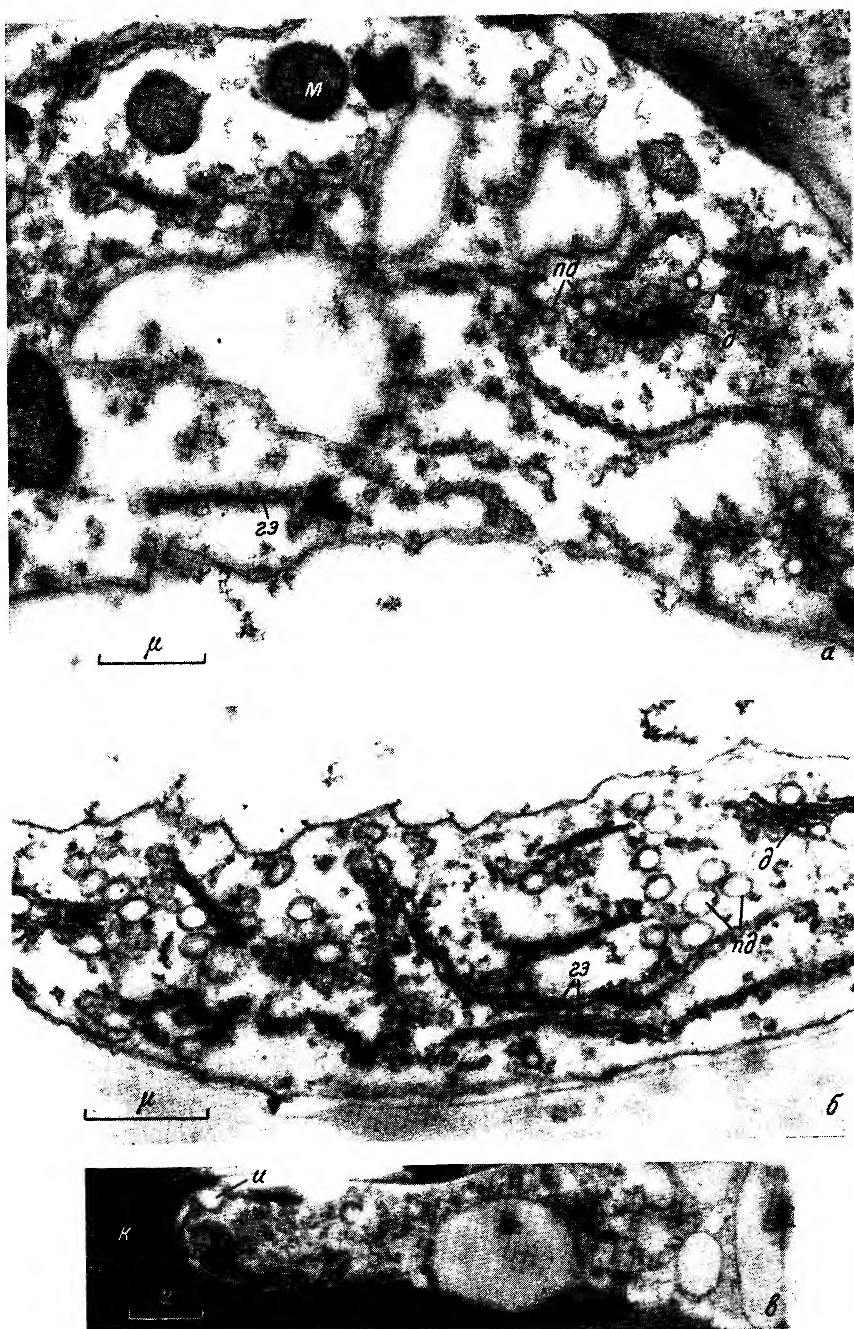


Таблица IV

а — участок клетки волоска *Triticum durum* L.; *б* — участок клетки эпидермиса, прилегающей к волоску *T. durum* L.; *в* — протоплазматический тяж в наружной стенке клетки эпидермиса цветковой чешуи *T. durum* L.

ные капли скапливались у вершины волоска. Выделение капель жидкости наблюдалось и у обычных клеток эпидермиса. В этом случае капли выделялись главным образом над антиклинальными стенками эпидермальных клеток. Такое явление было описано и другими исследователями (Franke, 1961, и др.).

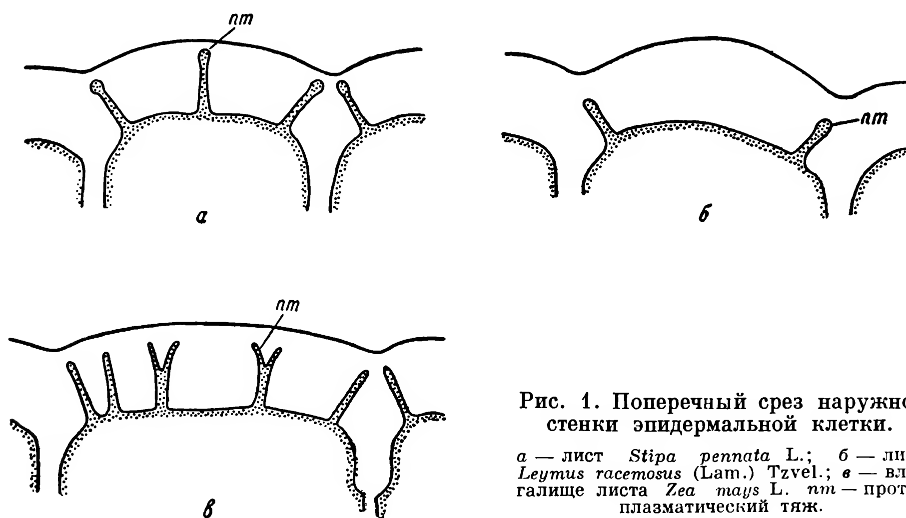


Рис. 1. Поперечный срез наружной стенки эпидермальной клетки.

а — лист *Stipa pennata* L.; *б* — лист *Leymus racemosus* (Lam.) Tzvel.; *в* — влагалище листа *Zea mays* L. *пт* — протоплазматический тяж.

При изучении влагалища листа кукурузы в том месте, где оно очень тонкое и где можно, не отделяя эпидермиса, различить поровые каналы, нам удалось проследить выделение капель жидкости из пор. Над некоторыми порами появлялись очень мелкие капли. Размер этих капель увеличивался скачками. Капля как бы пульсировала с высокой частотой. В среднем частота пульсаций равнялась 60 в минуту. Создавалось такое впечатление, что капля «кипит». Во время наблюдения функционировали далеко не все поры. По-видимому, выделение капель происходит с определенной периодичностью и зависит от условий внешней среды. Хотя мы этим вопросом специально не занимались, однако было отмечено, что в дневное время выделение жидкости протекает интенсивнее, а к вечеру оно иногда прекращается полностью.

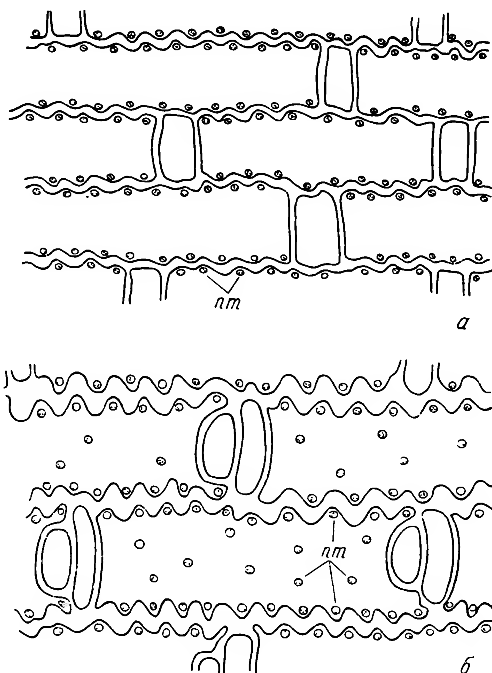


Рис. 2. Эпидермальные клетки листа. Вид с поверхности.

а — *Leymus racemosus* (Lam.) Tzvel.; *б* — *Stipa rubens* Smirn. *пт* — протоплазматический тяж.

Обсуждение результатов исследования

Клетки эпидермиса исследованных злаков имеют митохондрии с плотно упакованными кристами и интрамитохондриальными гранулами, хорошо развитую систему агранулярного и гранулярного эндоплазматического ретикулума, ломасомы, активный аппарат Гольджи, который осо-

бенно интенсивно функционирует в клетках трихом. Плазмалемма эпидермальных клеток часто образует инвагинации. Все эти особенности строения эпидермиса характеризуют его как высоко активную ткань, имеющую черты строения, характерные для секреторных клеток. Так, в клетках железистых волосков, секретирующих слизи, очень сильно развит аппарат Гольджи, который интенсивно функционирует в момент выделения слизи (Schnepf, 1968). Синтез и секреция полисахаридов осуществляются аппаратом Гольджи и в дифференцирующихся клетках. В этом случае пузырьки Гольджи выделяют за плазмалемму вещество клеточной оболочки (Mollenhauer, Morre, 1966; Алов, 1968). Однако функция аппарата Гольджи, по-видимому, не ограничивается синтезом и секрецией полисахаридов. Шнепф (Schnepf a. Koch, 1966), изучая под электронным микроскопом клетки водоросли *Glaucocystis* с выделительными вакуолями, обнаружил в них очень сильно развитый, активный аппарат Гольджи. От диктиосом, расположенных около ядра, отделялись гипертрофированные цистерны, которые по мере удаления от ядра увеличивались в размерах. Эта картина согласовывалась с данными световой микроскопии. При наблюдении в световой микроскоп было видно, как мелкие пузырьки образуются около ядра (где располагаются диктиосомы), движутся к вакуоли и сливаются с ней. Шнепф полагает, что в данном случае функция аппарата Гольджи заключается в выделении воды с растворенными в ней веществами.

Наличие хорошо развитого эндоплазматического ретикулума также указывает на секреторную деятельность эпидермиса. Особенно показателен в этом отношении агранулярный эндоплазматический ретикулум, который довольно редко встречается в растительных клетках, за исключением клеток секреторных тканей. Так, например, агранулярный эндоплазматический ретикулум является основной частью цитоплазмы выделительных клеток борщевика (Васильев, 1969). У злаков этот органоид в изобилии встречается в опробковевших клетках эпидермиса, которые также, по-видимому, выполняют секреторную функцию. Хорошо развитый агранулярный и гранулярный эндоплазматический ретикулум был обнаружен и О'Брайеном в эпидермальных клетках колеоптиля овса. Здесь агранулярный ретикулум представлен короткими сильно ветвящимися трубочками, располагающимися около ядра. На некотором удалении от ядра ретикулум имел вид плоских цистерн с гранулярными мембранами. По мнению О'Брайена, эндоплазматический ретикулум колеоптиля овса принимает участие в транспорте ауксинов.

Большой интерес представляют собой ломасомы. Некоторые авторы считают, что ломасомы принимают участие в отложении веществ клеточной оболочки, поскольку они часто встречаются в молодых дифференцирующихся клетках (Esau и др., 1966, и др.). Однако ломасомы имеются и в полностью сформировавшихся клетках (Данилова, Васильев, Мирославов, 1968). Кроме того, Бартон (Barton, 1968), вводя в дифференцирующуюся ткань меченую глюкозу, обнаружил метку лишь в диктиосомах, тогда как в ломасомах она не выявлялась. По всей вероятности, ломасомы правильнее рассматривать как образования, несущие ту же функцию, что и остальные участки плазмалеммы (Данилова, Васильев, Мирославов, 1968). Однако вследствие очень сильного увеличения поверхности активность плазмалеммы в этих местах должна резко возрастать. В настоящее время известно, что плазмалемма, являющаяся носителем различных ферментных систем, играет важную роль в активном транспорте веществ. Таким образом, наличие ломасом, по-видимому, свидетельствует о возможности ускоренного транспорта определенных веществ через клетки эпидермиса.

Плазмалемма эпидермальных клеток образует также большое количество складок, обычно называемых пиноцитозными инвагинациями. Некоторые авторы (Саляев, 1965, и др.) считают, что инвагинации могут отшнуровываться от плазмалеммы и переносить заключенные в них вещества внутрь клетки. Этот процесс, по-видимому, может протекать и в обратном порядке. В последнем случае пузырьки движутся из глубины клетки к плазмалемме, причленяются к ней и изливают свое содержимое за плаз-

малемму. По имеющимся у нас картинам трудно сказать, имеют ли место эти процессы в клетках эпидермиса, но, если даже их нет, складки, увеличивая поверхность плазмалеммы, подобно ломасомам, должны увеличивать ее активность. Обращает на себя внимание распределение инвагинации плазмалеммы. Они чаще всего встречаются у протоплазматических тяжей, расположенных в наружных стенках клеток эпидермиса. Эти тяжи цитоплазмы, доходящие иногда почти до кутикулы, безусловно способствуют тесному контакту клеток эпидермиса с внешней средой. Наличие у тяжей большого числа складок плазмалеммы указывает на то, что в этих местах может происходить наиболее интенсивный транспорт веществ через плазмалемму.

Итак, на основании полученных нами данных можно предположить, что описанное ранее выделение капель жидкости эпидермальными клетками может осуществляться активным путем. Это предположение подтверждается также данными о секреции жидкости клетками эпидермиса на отрезанных кусочках листа. По всей вероятности, выделение водорастворимых веществ клетками эпидермиса и кроющими волосками аналогично явлению активной гуттации. Понятия активная и пассивная гуттация были введены Габерландом (Haberlandt, 1924; Hausermann, Frey-Wyssling, 1963). Пассивная гуттация обусловливается корневым давлением и при удалении корней прекращается. Механизм активной гуттации приводится в действие различными специализированными клетками эпидермиса. В этом случае удаление корневой системы не вызывает прекращения гуттации, но если убить клетки эпидермиса, ответственные за активную гуттацию, она прекращается и без удаления корней. Активная гуттация осуществляется, например, такими структурами, как волоски-гидатоды *Phaseolus multiflorus*, эмергенции *Cameliaceae* и *Escallonia*, известковые ямочки папоротников (Лепешкин, 1904), и т. д. Активная гуттация известна меньше, чем пассивная, однако она распространена довольно широко и встречается у растений, стоящих на самых различных ступенях филогенетической системы. Например, такое одноклеточное растение, как гриб *Pilobolus*, своей нижней частью, погруженной в субстрат, всасывает воду и минеральные вещества, а верхним концом, находящимся над поверхностью, выделяет водорастворимые вещества (Лепешкин, 1904). У многоклеточных растений уже происходит разделение функции между клетками. Так, например, у *Penicillium* нижние клетки выполняют функцию всасывания, а верхние — выделения. В ходе эволюции такая специализация, по-видимому, шла дальше, и у высших растений функцию активного выделения водорастворимых веществ принял на себя эпидермис. При этом в одних случаях секреция осуществляется различными специализированными клетками, в других — обычными эпидермальными клетками и кроющими волосками.

На секреторную деятельность эпидермиса указывал еще Линсбауер (Linsbauer, 1930), рассматривая его как вместилище различных отбросов. Действительно, в эпидермисе нередко скапливаются эфирные масла, кристаллы оксалата кальция, цистолиты, которые представляют собой отложения углекислой извести и т. д. Наиболее отчетливо секреция солей эпидермальной тканью наблюдается у галофитов — растений, произрастающих в условиях избыточного засоления почв. Выделение солей галофитами происходит как в результате пассивной, так и активной гуттации. Последняя осуществляется с помощью специальных, интенсивно функционирующих, солевых желез. У *Limonium gmelinii*, например, на 1 мм^2 поверхности листа насчитывается до 700 таких желез. Эти железы могут выделять около 1 мм^3 жидкости в час, т. е. примерно 0.05 мг соли (Сатклифф, 1964). Активное выделение солей у галофитов может осуществляться и обычными эпидермальными клетками через тонкий кутикулярный покров (Сатклифф, 1964). Выделение солей эпидермальными клетками в капли воды, попавшей на листья, по мнению Аренса (1934), также происходит активным путем. Допускают возможность активного выделения солей в капли воды, попавшей на листья, и Мекленбург с сотрудниками (Mecklenburg и др., 1966),

но они считают, что в данном случае преобладающим является пассивный процесс.

Итак, клетки эпидермиса листа и цветковых чешуй исследованных злаков, в отличие от клеток основной ткани, имеют значительно более развитый эндоплазматический ретикулум, ломасомы и активный аппарат Гольджи, особенно интенсивно функционирующий в трихомах. В наружных стенках клеток эпидермиса находятся протоплазматические тяжи, плазмалемма которых образует большое количество складок. Митохондрии эпидермальных клеток имеют хорошо развитую систему крист. Все эти особенности строения эпидермиса характеризуют его как активную ткань, имеющую черты строения секреторных клеток. Можно предположить, что выделение капель жидкости эпидермальными клетками осуществляется активным путем через поровые каналы и кутикулу.

Таким образом, обычные эпидермальные клетки, помимо защитной роли, по-видимому, могут выполнять и выделительную функцию, принимая участие в солевом обмене растения.

ЛИТЕРАТУРА

Алов И. А. (1968). Новые данные о секреторной функции комплекса Гольджи. Усп. совр. биолог., 65, 1. — Васильев А. Е. (1969). Особенности эндоплазматического ретикулума в выделительных клетках борщевика *Heracleum* sp. Цитология, 11, 3. — Данилова М. Ф., А. Е. Васильев, Е. А. Мирославов. (1968). О природе так называемых ломасом и некоторых особенностях строения поверхности протопласта растительных клеток. Бот. журн., 11. — Кириллова Т. В. (1964). Выделение воднорастворимых веществ растительными тканями. Усп. совр. биолог., 57, 3. — Лепешкин В. В. (1904). Исследование над выделением водных растворов растениями. Зап. Императ. Акад. наук, XV, 6. — Мирославов Е. А. (1962). Некоторые черты ксероморфного строения эпидермиса листа ряда злаков. Бот. журн., 9. — Мирославов Е. А. (1963). О структурных особенностях остей колоса пшеницы в связи с водным режимом растения. Бот. журн., 12. — Петрова Л. Р. (1958). Развитие и анатомо-морфологические особенности цветковых чешуй у *Triticum*. Бот. журн., 8. — Саляев Р. К. (1965). О механизме поглощения веществ корнями растений. Физиолог. раст., 12, 4. — Сатклифф Ф. (1964). Поглощение минеральных солей растениями. — Ambronn H. (1884). Über Poren in den Aussenwänden von Epidermiszellen. Jahrb. Wiss. Bot., 14. — Arens K. (1934). Die Kutikulare Exkretion der Laubblätter. Jahrb. Wiss. Bot., 80. — Barrie E., B. E. Juniper. (1960). Growth, development and effect of the environment on the ultra-structure of plant surfaces. Journ. Linn. Soc. Bot., 56. — Barton R. (1968). Autoradiographic in *Chara*. Planta, 82, 3. — Drawert H. a. M. Mix. (1963). Elektronenmikroskopische Studien an den Oberepidermiszellen der Schuppenblätter von *Allium cepa* L. Protoplasma, 57, 1—4. — Esau K., V. I. Cheadle, R. H. Gill. (1966). Cytology of differentiating tracheary elements associated with cell surfaces. Amer. Journ. Bot., 53, 8. — Franke W. (1961). Tröpfchenausscheidung und Ektodesmenverteilung in Zwiebelschuppenepidermen. Planta. 57, 3. — Haberlandt G. (1924). Physiologische Pflanzenanatomie. — Hall D. M. (1967). The ultrastucture of wax deposits on plant leaf surfaces. Journ. Ultrastruct. Research, 17, 1—2. — Hall D. M. a. L. A. Donaldson. (1962). Secretion from pores of surface wax on plant leaves. Nature, 194, 4834. — Hausermann E., A. Frey-Wyssling. (1963). Phosphatase-Aktivität in Hydatoden. Protoplasma, 57, 1—4. — Linsbauer K. (1930). Die Epidermis. Handbuch der Pflanzenanatomie, 4, 27. — Mc Cully M. E. (1968). Histological studies on the genus *Fucus*. III. Fine structure and possibl functions of the epidermal cell of vegetative thallus. Journ. Cell Sci., 3, 1. — Mecklenburg R. A. a. H. B. Tukey. (1964). Influence of foliar leaching on root uptake and translocation of calcium-45 to the stems and foliage of *Phaseolus vulgaris*. Plant. Physiol., 39, 4. — Mecklenburg R. A., H. B. Jr. Tukey a. J. V. Morgan. (1966). A mechanism for the leaching of calcium from foliage. Plant. Physiol., 41, 4. — Mollenhauer H. H. a. D. J. Morre. (1966). Golgi apparatus and plant secretion. Ann. Rev. Plant Physiol., 17. — Mueller E., P. H. Carr a. W. E. Loomis. (1954). The submicroscopic structure of plant surfaces. Amer. Journ. Bot., 41, 7. — O'Brien T. R. (1967). Observations of the oat coleoptile. I. The epidermal cells of the extreme apex. Protoplasma, 63, 4. — Schieferstein R. H. (1959). Development of the cuticular layers in angiosperm leaves. Amer. Journ. Bot., 46, 9. — Schnepf E. (1968). Zur Feinstruktur der schleimsezernierenden Drüsenhaare auf der Ochrea von der *Rumex* und *Rheum*. Planta, 79, 1. — Schnepf E. a. W. K. Koch. (1966). Golgi-Apparat und Wasserausscheidung bei *Glaucocystis*. Zeitschr. Pflanzenphysiol., 55, 2. — Scott F. M., K. C. Hamner, E. Baker a. E. Bowler. (1958). Electron microscope studies of the epidermis of *Allium cepa*. Amer. Journ. Bot., 45, 6. — Sievers A. (1959). Untersuchungen über die Darstellbarkeit der Ektodesmen und ihre Beeinflussung durch

physikalische Faktoren. Flora, 147, 2. — Tukey H. B. Jr., H. B. Tukey a. S. H. Wittwer. (1958). Loss of nutri by foliar leaching as determined by radioisotopes. Proceed. Amer. Soc. Hort. Sci., 71.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 20 III 1969).

SUMMARY

A comparative electron-microscopic study of the cells of leaf epidermis and mesophyll in certain grasses was carried out. It is shown, that epidermal cells have a much better developed endoplasmatic reticulum and lomasomes and also more actively functioning Golgi apparatus, as compared to mesophyll cells. External cell walls of epidermal cells contain protoplasmatic strands. The possibility of an active secretion of certain substances by epidermal cells is discussed.

УДК 581.8 : 634.0.164.6 : 582.547.1

М. И. Савченко и Е. Н. Маня

СРАВНИТЕЛЬНО-АНАТОМИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ ПОКРЫВАЛА И ОСИ СОЦВЕТИЯ НЕКОТОРЫХ АРОИДНЫХ (*ARACEAE*)

С 10 рисунками

M. I. SAVCHENKO AND E. N. MANIA. COMPARATIVE ANATOMICAL STUDIES ON THE SPATHE AND THE RACHIS IN CERTAIN *ARACEAE*

Ароидные являются во многих отношениях одним из наиболее замечательных семейств цветковых растений. Это многолетние наземные и водные растения: травы с корневищами и клубнями; лианы, лазящие при помощи придаточных корней; эпифиты и полуэпифиты с воздушными корнями. Они распространены главным образом в тропических и субтропических странах, достигая необыкновенной красоты в чащах девственного леса и на его опушках.

Наиболее характерным признаком ароидных является толстый мясистый початок (spadix), у основания которого находится листовидное образование — покрывало (spatha).

Структурные особенности покрывала соцветия у представителей этого семейства изучены недостаточно. Имеющиеся в литературе сведения касаются в основном морфологии покрывала и, в общих чертах, его строения и функции (Van-Tieghem, 1867; Baillon, 1895; Engler, 1905, 1915; Knoll, 1923, 1926; Goebel, 1924, 1931).

Задачей настоящего исследования являлось выяснение структурных закономерностей развития покрывала соцветия и выявление основных черт строения, определяющих его природу и функции.

Материал и методика исследования

Для исследования были взяты виды рода *Anthurium* Schott (*A. lindenianum* C. Koch et August, *A. andreanum* Linden, *A. magnificum* Linden), относящиеся к трибе *Anthurieae* Engl., и виды рода *Aglaonema* Schott (*A. elegans* Engl., *A. commutatum* Schott, *A. robelinii* [Linden] Gentil.) из трибы *Aglaonemateae* Engl.

Для изучения изменений строения покрывала в процессе его развития мы собирали соцветия в период выхода их из пазухи листа, а также во время цветения и плодоношения. Собранный материал фиксировался в 70° спирте. Пробы брали из средней части покрывала. Исследование проводилось на поперечных и продольных срезах, сделанных на замораживающем микротоме и с помощью лезвия безопасной бритвы.

Для выявления степени одревеснения различных тканей покрывала применялись сафранин и раствор флороглюцина+соляная кислота, для обнаружения крахмала в клетках — иод в иодистом калии; наличие кутикулы определялось с помощью спиртового раствора Судана III; для выявления дубильных веществ использовались хлорное железо и

насыщенный водный раствор двухромовокислого калия, а для обнаружения слизей в клетках — хлор—цинк—иод. Анатомические рисунки изготовлялись с помощью рисовального аппарата РА-4 системы Аббе.

Некоторые данные о морфологии покрывала соцветия

Форма, величина и окраска покрывала соцветия ароидных, а также положение его на оси по отношению к початку используются многими исследователями как диагностические признаки в морфологии, систематике и при изучении филогении этого семейства. Эти признаки варьируют в широких границах, что явилось причиной появления разных названий этого образования (покрывало, чехол, обвертка, крыло, прицветный лист и, наконец, кроющий лист) и возникновения различных представлений об его функции.

Ароидным присуща широкая гамма цветов покрывала — от зеленого, мало отличающегося от окраски обыкновенного листа (*Anthurium magnificum*, *A. crystalinum* Linden et André), до белого (*Zanthedeschia aethiopica* [L.] Spreng.), светло-кремового (*Monstera deliciosa* Liebm.), розового (*A. lindenianum*, *A. andreanum*), красного (*A. scherzerianum* Schott) и, наконец, пестрого (*Arisaema fargesii* S. Buchet).

Большой интерес представляет вопрос о взаимоотношении покрывала и початка, которому Гебель (Goebel, 1924, 1931) уделяет много внимания, приводя ряд интересных примеров. Он указывает, что у многих представителей ароидных покрывало в период цветения полностью раскрывается и початок становится совершенно свободным (виды рода *Anthurium*). В других случаях, например у *Cryptocoryne spiralis* (Retz.) Fisch. et Wydler, оно полностью окутывает початок. Между этими крайними формами имеется много промежуточных, представляющих различную степень срастания покрывала.

В результате срастания или свертывания покрывала вокруг початка в нижней его части образуется трубка. Иногда покрывало на нижней (абаксиальной) стороне твердое, кожистое, а на верхней (адаксиальной) стороне, т. е. внутри трубки, мясистое (*Arum maculatum* L., *A. italicum* Mill. *Lasia spinosa* [L.] Thwaites). В некоторых случаях оно винтообразно свернуто, а ко времени цветения в своей верхней части открывается, образуя над трубкой короткое и широкое или длинное и узкое крыло (*Cryptocoryne spiralis* Fisch. et Wydler, *Lasia spinosa*). Наружная винтообразная часть его у *Cryptocorine spiralis* имеет слегка заметную ребристость, в то время как вырост, вдающийся внутрь трубки покрывала, совсем гладкий и, очевидно, служит скользкой площадкой для насекомых, посещающих соцветия.

В размерах и характере роста покрывала и початка иногда наблюдаются значительные различия; в одних случаях в росте отстает покрывало, в других — початок. Так у *Lasia spinosa* початок имеет в длину приблизительно 4 см, в то время как окутывающее его покрывало достигает 45 см.

Многообразие в окраске, форме и строении покрывала дает основание считать, что и функции его могут быть различными. Обычно покрывало соцветия рассматривается как защитный орган, который, подобно чашечке цветка, предохраняет развивающийся початок от неблагоприятных условий внешней среды (Garreau, 1851; Веттштейн, 1905; Goebel, 1931; Морщихина, 1961, и др.). Однако наряду с этой функцией допускается и ряд других возможных функций. Так, например, у многих видов ароидных покрывало в течение развития все время остается зеленым, что явилось основанием рассматривать его и как ассимилирующий орган (Веттштейн, 1905). Если покрывало ярко окрашено, то предполагается,что оно выполняет функцию венчика, делая все соцветие хорошо заметным для насекомых-опылителей. В этих случаях соцветие функционирует как один цветок (Комарницкий, 1962, и др.). Если покрывало окружает початок в виде трубочки, а верхняя его часть отворачивается в виде крыла, то считают,

что крыло функционирует как образование, направляющее насекомых к цветкам початка, а трубка служит ловушкой для них, как у видов *Arum* (L.) Aronstab. Растения с трубкой, образуемой покрывалом вокруг початка, имеют оригинальный способ опыления, описанный Кнолем (Knoll, 1926).

Приманкой для насекомых является яркая окраска покрывала и нектар, обильно выделяемый тычинками мужских цветков, как, например, у *Spathicarpa sagittifolia* (Goebel, 1931), а также сильный запах, исходящий от верхней части покрывала или от бесплодной верхушки початка, или же от того и другого (Веттштейн, 1905). У некоторых представителей ароидных эти части соцветия издают приятный тонкий аромат (*Lasia spinosa*), а у других он бывает противным, привлекающим мясных мух и других насекомых (*Arum*, *Amorphophalus* Bl.).

В семействе ароидных имеют место процессы сильной редукции соцветия и цветков (слияние, срастание и исчезновение частей). Они выражаются в утрате околоцветника, превращении соцветий с обоеполыми цветками в однополые соцветия, в уменьшении числа тычинок и срастании их между собой, в исчезновении некоторого числа цветков и образовании в связи с этим на початке бесплодных участков. В процессе эволюции вырабатывались более совершенные приспособления к перекрестному опылению насекомыми. Покрывало превращалось из зеленого, выполняющего функцию защитного и ассимилирующего органа, в ярко окрашенное, привлекающее насекомых. У более высокоорганизованных представителей ароидных оно приобретало более крупные размеры и яркую окраску или становилось пестрым. Образование вокруг початка трубки, представляющей собой как бы камеру с повышенной влажностью и температурой, создавало необходимые условия для развития цветков. Наибольшей специализации, как указывает А. Л. Тахтаджян (1966), покрывало достигло у представителей рода *Ambrosinia*, у которых трубка покрывала разделена на 2 половины; одна половина заключает одиночный женский цветок, а другая — початок с мужскими цветками, расположенными в 2 ряда.

У большинства однодомных видов ароидных женские цветки расположены в нижней части початка, а мужские занимают его бо́льшую, верхнюю часть. Развитие цветков происходит акропетально; поэтому первыми развиваются женские цветки, а у гермафродитных видов в цветках раньше развивается гинецей и затем андроцей, что свидетельствует о ярко выраженной протерогинии у ароидных. Сама верхняя часть початка у некоторых видов, например у *Alocasia macrorrhisa* (L.) Schott, лишена цветков или имеются лишь их рудименты.

Представляют интерес исследования Гарро (Garreau, 1851), который установил, что в начале раскрывания покрывала температура в трубке выше температуры окружающего воздуха у *Caladium pinatifidum* на 5°, у *Arum dracunculus* на 17°, у *Colocasia odora* даже на 25°. Кроме того, Гарро указывает на наличие корреляции между количеством поглощенного развивающимся початком кислорода и температурой в трубке. Поступление большого количества атмосферного воздуха в трубку связано со своеобразным строением эпидермиса ее внутренней поверхности, клетки которого имеют коническую форму с верхушками, направленными наружи. Между этими клетками образуется свободное пространство, заполненное воздухом, который легко поглощается паренхимной тканью покрывала. Подобное строение эпидермиса внутренней стороны трубки было описано также Кнолем (Knoll, 1923) у *Arum maculatum*. Кноль установил, что устьица в эпидермисе здесь отсутствуют, но каждая эпидермальная клетка выпячивается в виде сосочка. Сосочки покрывают всю внутреннюю поверхность трубки. Между ними образуются большие межклетные ходы различной формы и величины, сообщающиеся с воздухоносными полостями и межклетниками паренхимы покрывала. Учитывая отсутствие устьиц, Кноль заключил, что межклетные пространства, сообщающиеся с межклетниками паренхимы, заменяют устьичный аппарат; через них осуществляется газообмен внутри ткани покрывала и обновление воздуха

в трубке. Такое же строение эпидермиса характерно для *Arum italicum* (Garreau, 1851), *A. maculatum* (Knoll, 1923).

Что касается морфологических черт исследованных нами видов, то можно отметить следующее.

Покрывало *Anthurium andreanum* имеет сердцевидно-округлую форму с заостренным концом; оно кожистое, плоское, иногда изогнутое, ярко-розовое с пальчато-нервным жилкованием. Поверхность покрывала блестящая, что еще больше усиливает его яркую окраску. Длина покрывала достигает 12—17 см, а ширина 10—14 см. По Андре (André, 1877), *A. andreanum* является достойным соперником «Фламингового растения» (*A. scherzerianum*), и даже имеет ряд качеств, ставящих его на первое место: это размеры и правильная форма покрывала, его элегантный разрез, изящное строение, контраст желто-фиолетового початка с блестящим ярко-розовым, даже почти алым покрывалом. Даже тогда, когда початок несет зрелые плоды, покрывало еще сохраняет яркую окраску, но более темных тонов.

Покрывало *A. lindenianum* отличается от *A. andreanum* продолговато-ланцетной формой; оно постепенно суживается кверху, принимая таким образом вид длинно-остроконечного образования с бледно-розовой окраской. Длина его бывает до 10—15 см, а ширина до 6—7 см. Жилкование покрывала, как правило, параллельное.

У *A. magnificum* покрывало ланцетовидное, зеленое, с параллельным жилкованием. У соцветий, только начинающих открываться, покрывало мягкое, нежное, а после оплодотворения постепенно становится кожистым, особенно у своего основания. Длина его достигает 13—18 см, а ширина 2.5—4 см.

У первых двух охарактеризованных видов рода *Anthurium* ось соцветия цилиндрической формы, в то время как у *A. magnificum* она четырехгранная, крылатая. У всех этих видов покрывало во время цветения полностью раскрывается и освобождает початок.

У видов рода *Aglaonema* покрывало в самой нижней части свернуто вокруг початка, однако выраженную трубку не образует. С момента завязывания плодов оно постепенно увядает и отмирает.

У *A. commutatum* покрывало продолговатое, на верхушке коротко заостренное, снаружи зеленое, а внутри беловатое. Длина его от 4 до 6 см, а ширина 2.5—3.5 см.

Покрывало *A. elegans* имеет удлиненно-продолговатую форму с заостренным концом. На верхней стороне оно бледно-зеленого цвета, а на нижней — зеленого. В длину достигает 6—9 см, а в ширину 3—4.5 см.

У *A. robelinii* покрывало продолговатое, снаружи зеленое, а внутри зеленое с желтоватым оттенком. Длина его не превышает 5—7 см, а ширина 3—4 см.

Результаты исследования

Данные сравнительно-анатомического исследования покрывала соцветия, оси соцветия и обыкновенного листа у одних и тех же видов могут представить интерес для решения вопросов морфологии, систематики и филогении сем. Ароидных. Насколько нам известно, подобных исследований не проводилось.

Строение оси соцветия. На рис. 1 изображено строение оси соцветия *Anthurium lindenianum* на поперечном срезе. Срез сделан в 5 см от места прикрепления покрывала. Эпидермис оси соцветия однослойный и состоит из мелких, плотно сомкнутых клеток, изодиаметрической формы, наружная стенка которых покрыта гладким слоем кутикулы. Под эпидермисом располагается 9—10 рядов мелкоклетной периферической паренхимы, из которых 3 верхних слоя имеют утолщенные оболочки. Клетки ее содержат хлоропласты, обусловливающие зеленую окраску оси соцветия. В отдельных клетках наблюдается отложение кристаллов щавелевокислого кальция в виде друз. Описанная паренхима граничит

с широкополостными клетками склеренхимы, образующими на поперечном сечении оси соцветия сплошное пятирядное кольцо. В последнее включены закрытые, коллатеральные, сравнительно мелкие проводящие пучки, которые состоят из небольшого числа дифференцированных элементов ксилемы и флоэмы.

К центру от склеренхимного кольца с проводящими пучками простирается бесцветная, крупноклетная паренхима с большими межклет-

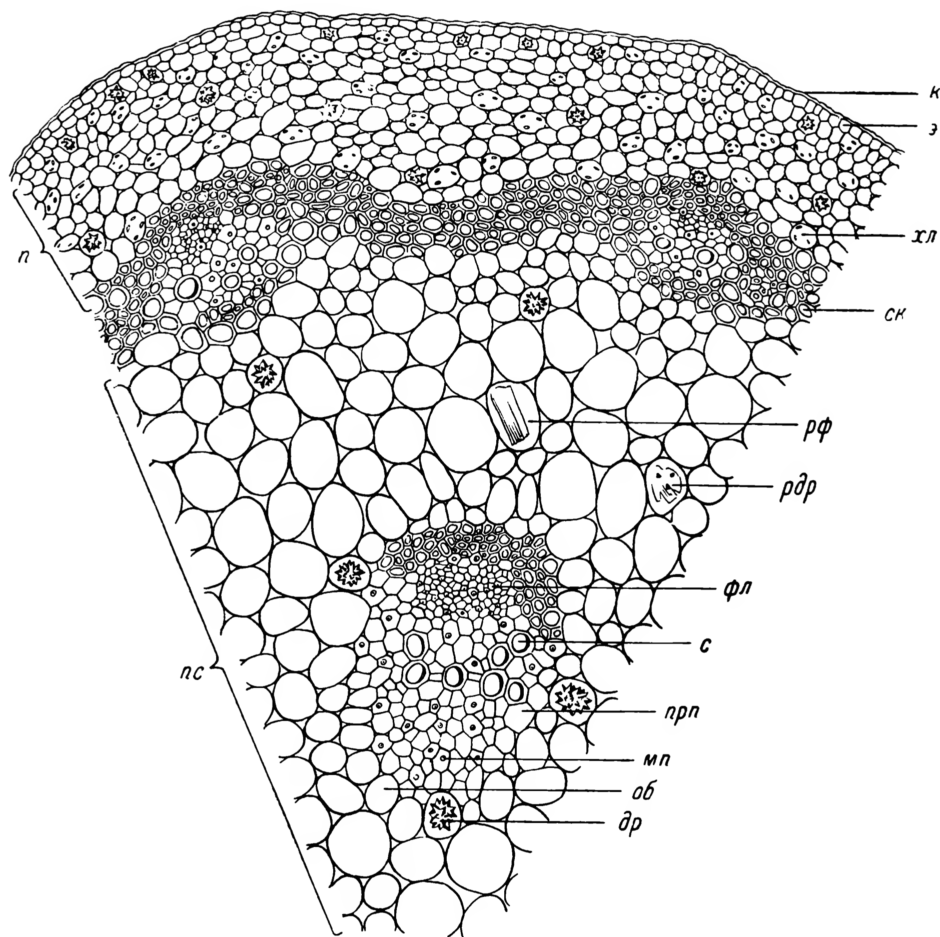


Рис. 1. *Anthurium lindenianum*, поперечный срез оси соцветия.

к — кутикула; *э* — эпидермис; *п* — паренхима периферической зоны; *пс* — паренхима центральной части оси соцветия; *ск* — склеренхима; *прп* — проводящий пучок; *об* — обкладка проводящего пучка; *фл* — флоэма; *с* — сосуды; *др* — друза; *рдр* — разрушенная друза; *рф* — рафида; *хл* — хлоропласты; *мп* — мелкоклетная паренхима пучка.

никами. В отдельных клетках встречаются рафиды и друзы, находящиеся иногда в стадии растворения. Растворение кристаллов в клетках различных органов растений на определенных этапах их развития вызывается, очевидно, необходимостью вовлечения щавелевокислого кальция в обмен растительного организма (Савченко и Комар, 1962).

В толще бесцветной паренхимы, расположенной в центральной части оси соцветия, имеются отдельные довольно крупные закрытые коллатеральные проводящие пучки, над флоэмой которых располагается полукольцом группа склеренхимных клеток. Пучки состоят из заметно дифференцированных элементов ксилемы и флоэмы и мелких паренхимных клеток. Таким образом, в оси соцветия имеются 2 типа проводящих пучков — периферические и центральные, которые различаются между собой по размерам и строению. В клетках почти всех тканей оси соцветия у исследо-

ванных видов рода *Anthurium* была обнаружена бесцветная слизь, которая при действии хлор—цинк—йода окрашивается в желто-коричневый цвет.

Aglaeonema elegans по строению оси соцветия очень сильно отличается от *Anthurium lindenianum*. На рис. 2 изображен поперечный срез оси соцветия *A. elegans*. Эпидермис состоит из одного слоя крупных таблитчатой формы плотно расположенных клеток, снаружи покрытых волнистым слоем кутикулы. Под эпидермисом располагается рыхлая, крупноклетная

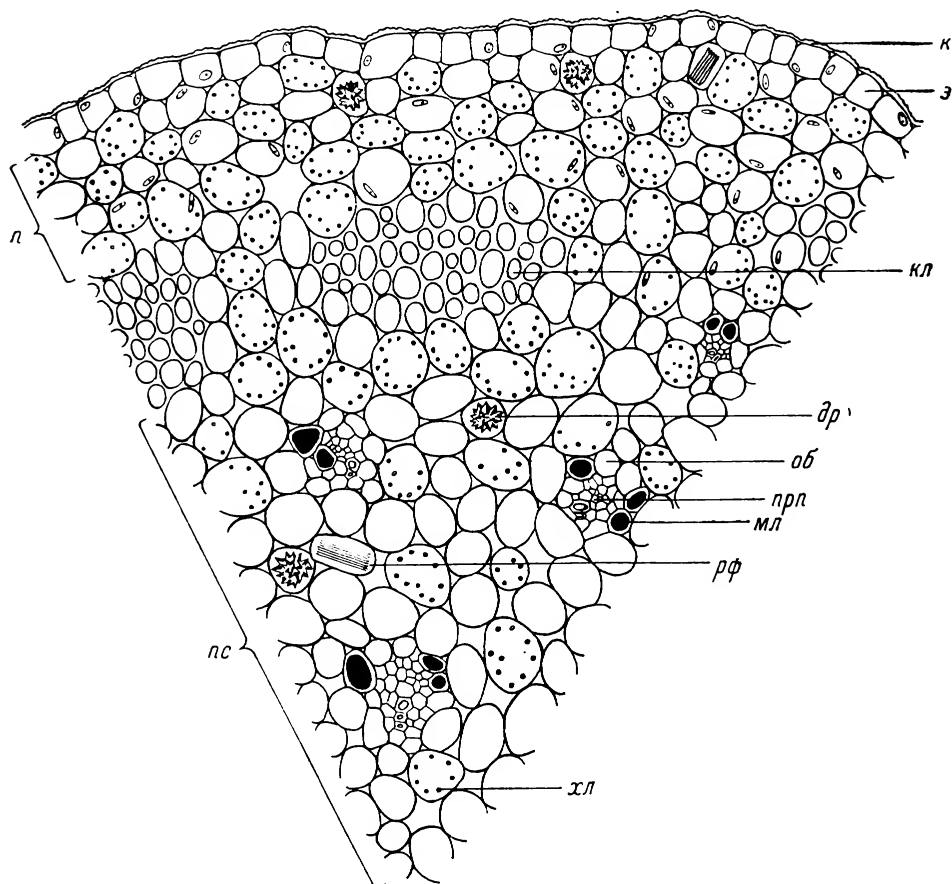


Рис. 2. *Aglaonema elegans*, поперечный срез оси соцветия.

к — кутикула; *э* — эпидермис; *п* — паренхима периферической зоны; *пс* — паренхима центральной части оси соцветия; *кл* — колленхима; *прп* — проводящий пучок; *мл* — млечники; *об* — обкладка пучка; *др* — друза; *рф* — рафида; *хл* — хлоропласты.

паренхима с большими межклетниками и даже с межклетными воздухоносными полостями. Многие клетки содержат хлоропласты с крахмальными зернами, а некоторые из них — кристаллы щавелевокислого кальция — в виде друз и рафид.

В периферических слоях паренхимы располагаются с перерывами участки колленхимы; под ними в толще крупноклетной паренхимы разбросаны закрытые, коллатеральные проводящие пучки с двумя или тремя млечниками, содержащими дубильные вещества. Накопление дубильных веществ в млечниках некоторых ароидных было отмечено также Ван-Тигемом (Van Tighem, 1867).

Периферические проводящие пучки оси соцветия в верхней ее части прямо отходят в покрывало; таким образом, проводящие пучки покрывала являются прямым продолжением проводящих пучков оси соцветия. Последние имеют хорошо развитые сосуды, более крупные из которых по мере отхождения проводящего пучка в покрывало исчезают, а на их месте появляются многочисленные трахеиды.

С т р о е н и е п о к р ы в а л а с о ц в е т и я. Исследование особенностей строения покрывала соцветия у видов *Anthurium* и *Aglaonema* было проведено на разных фазах развития — когда покрывало еще плотно окутывает початок, а все соцветие только начинает выступать из пазухи обыкновенного листа, а затем во время цветения и, наконец, в фазе плодоношения.

Характер заложения покрывала соцветия нам не удалось установить. Очень мало сведений по этому вопросу и в литературе. Имеются только отрывочные данные, частично освещающие этот процесс у некоторых видов ароидных. Так, Килльян (Killian, 1929) нашел, что соцветие у *Ambrosinia bassii* L., как и обыкновенный лист, закладывается на вегетативной точке роста и на ранней стадии развития его очень трудно отличить от листа. Различие появляется с момента дифференциации основных частей соцветия. В это время покрывало начинает отделяться от початка в результате растворения специальных удлиненных клеток, возникших в процессе дифференциации. На внутренней стороне отделившегося покрывала образуется новый эпидермис. Если обыкновенный лист вскоре приобретает зеленую окраску, то покрывало сохраняет первичную желтоватую окраску. Это привело Килльяна к заключению, что покрывало можно считать листовой пластинкой, оставшейся в зачаточном состоянии.

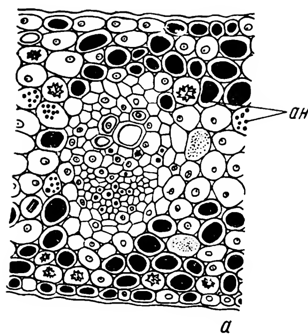
В результате наших исследований установлено, что на ранней стадии развития соцветия *Anthurium lindenianum* покрывало (рис. 3, *А*, *а*) имеет мелкоклетный эпидермис, покрытый тонким слоем кутикулы. Паренхима покрывала гомогенная, состоит из 10—11 рядов мелких, тонкостенных, плотно расположенных клеток с очень незначительными межклетниками и характеризуется интенсивным накоплением различных веществ. В покрывале дифференциации на столбчатую и губчатую ткани не происходит, поэтому оно имеет простое строение, близкое к изолатеральному. В это время в клетках паренхимы видны ядра, занимающие обычно центральное положение. Наблюдается интенсивное отложение кристаллов щавелевокислого кальция в виде друз, рафид и кристаллического песка и накопление антоциана малинового цвета. Применение микрохимических реакций позволило установить, что в одной и той же клетке наряду с антоцианом находятся дубильные вещества. Дубильные вещества содержатся в наиболее жизнедеятельных тканях (Esau, 1960; Денисова, 1961; Ткабладзе, 1961; Деметрадзе, 1964, и др.), а на более поздних фазах развития они исчезают, что свидетельствует о вовлечении их в общий обмен веществ растительного организма.

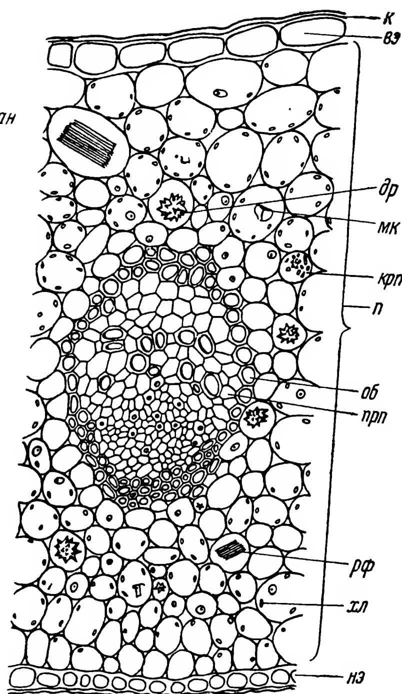
Проводящие пучки покрывала в эту фазу развития уже дифференцированы на элементы ксилемы и флоэмы; обкладка их состоит из мелких, тонкостенных, плотно расположенных паренхимных клеток.

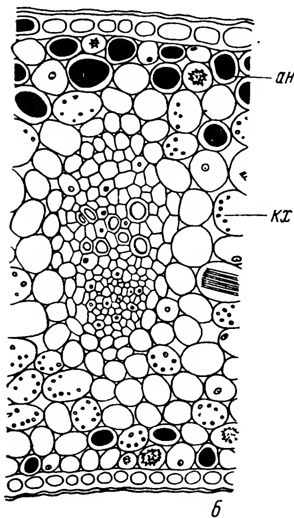
В фазе цветения в покрывале *A. lindenianum* (рис. 3, *А*, *б*) происходят некоторые изменения. Стенки клеток эпидермиса значительно утолщаются, дубильные вещества полностью исчезают, антоциан остается только в 3—4 слоях клеток, расположенных под верхним эпидермисом и в субэпидермальном слое нижней стороны покрывала. Одиночные клетки, заполненные антоцианом, встречаются и в паренхиме средней части покрывала. Клеточные ядра становятся удлиненными и располагаются постенно. В субэпидермальных слоях происходит отложение щавелевокислого кальция в виде друз; в паренхиме появляются хлоропласты с небольшими крахмальными зернами, особенно много их образуется в клетках, расположенных вокруг проводящего пучка. Последний имеет овальную форму с небольшим количеством элементов ксилемы и флоэмы и с паренхимной обкладкой.

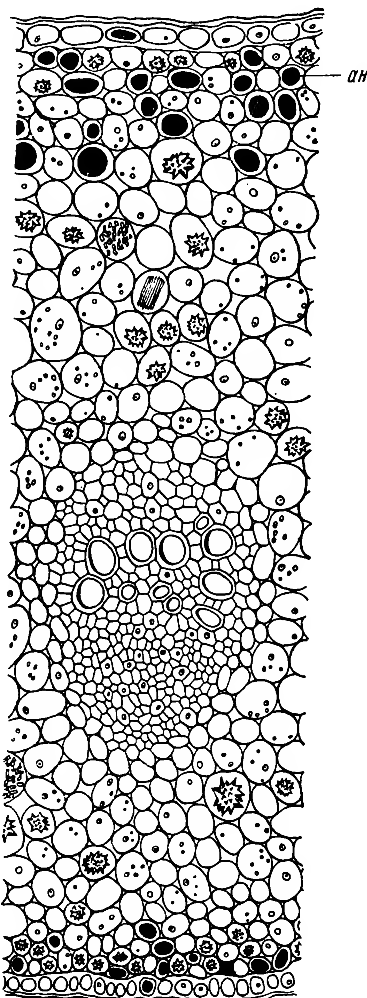
Рис. 3. Поперечные срезы покрывала видов *Anthurium* на различных фазах развития соцветия.

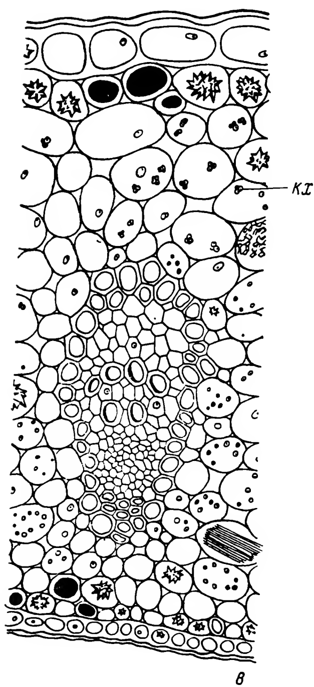
А — *A. lindenianum*: *а* — ранняя фаза; *б* — фаза цветения, *в* — фаза плодоношения; *Б* — *A. magnificum*, фаза цветения; *В* — *A. andreanum*, фаза цветения; *к* — кутикула; *вэ* — верхний эпидермис; *нэ* — нижний эпидермис; *п* — паренхима; *прп* — проводящий пучок; *об* — обкладка пучка; *хл* — хлоропласты; *ан* — антоциан; *др* — друза; *рф* — рафида; *мк* — монокристалл; *крп* — клетка с кристаллическим песком; *кх* — крахмал.


А
ан
а


Б
к
вэ
др
мк
кфп
п
об
прп
рф
хл
нэ


ан
кх
б


В
ан


кх
в

В фазе плодоношения (рис. 3, *А*, *в*) антоциан в большинстве клеток исчезает и лишь частично остается в субэпидермальных слоях. Появляются хлоропласты со сложными крахмальными зернами. К этому времени в паренхиме имеется уже много крупных клеток с друзами, рафидами и кристаллическим песком. В проводящих пучках образуются широкополостные, одревесневшие клетки, которые окружают остальные элементы пучка сплошным кольцом.

Сравнительно-анатомическое исследование покрывала соцветия в фазе цветения у *Anthurium magnificum* и *A. andreanum* показало, что строение их во многом сходно с описанным нами строением у *A. lindenianum*. В паренхиме покрывала *A. magnificum* (рис. 3, *Б*) антоциан отсутствует; каждая клетка содержит большое количество хлоропластов, в результате чего покрывало становится интенсивно зеленым. Проводящие пучки округлой формы, с сильно дифференцированной ксилемой и флоэмой. По мере развития оболочки клеток утолщаются и одревесневают, образуя вокруг пучка сплошное, местами многорядное механическое кольцо.

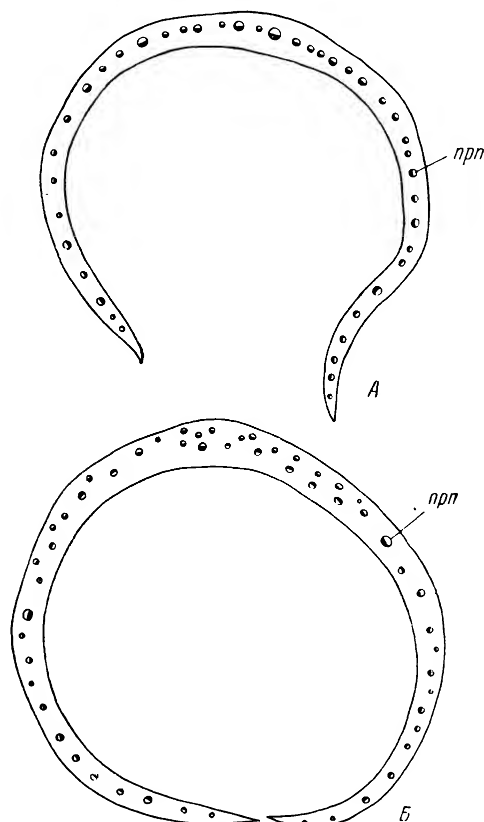


Рис. 4. Схемы поперечных срезов покрывала соцветия.

А — *Anthurium magnificum*, *Б* — *Aglaonema commutatum*; *прп* — проводящий пучок.

Покрывало *A. andreanum* (рис. 3, *В*) отличается от покрывала охарактеризованных видов значительно большей многорядностью паренхимы, а также обильным накоплением друз, рафид и кристаллического песка. Одревеснение клеток, расположенных вокруг пучка, наступает позже, чем у *A. magnificum*. Особенностью этого вида является обильное накопление в клетках паренхимы, преимущественно под верхним и нижним эпидермисом, антоциана ярко-малинового цвета; поэтому покрывало имеет здесь ярко-розовую окраску. В фазе плодоношения появляются хлоропласты; окраска покрывала, по мере исчезновения антоциана и увеличения количества хлоропластов, бледнеет и приобретает желто-зеленые тона.

Для покрывала соцветия всех исследованных нами видов рода *Anthurium* характерны мелкоклетность, расположение проводящих пучков в один ряд (рис. 4, *А*), образование вокруг них механического кольца, обильное отложение кристаллов щавелевокислого кальция и накопление бесцветной слизи.

На ранней фазе развития соцветия (фаза бутонов) *Aglaonema elegans* в покрывале происходит активное деление клеток эпидермиса, наружная сторона которого покрыта тонким слоем кутикулы (рис. 5, *а*). Паренхима покрывала состоит из 5—6 слоев тонкостенных, плотно расположенных клеток. В замыкающих клетках еще не полностью дифференцированных устьиц и в клетках паренхимы появляются хлоропласты, а в некоторых клетках — кристаллы щавелевокислого кальция. Проводящий пучок уже дифференцирован на ксилему, состоящую из 2—3 сосудов, и флоэму, вдоль которой проходят 2 или 3 членистых млечника, заполненных густым млечным соком оранжево-бурого цвета.

К моменту раскрывания покрывала (рис. 5, *б*) стенки клеток эпидермиса и кутикула утолщаются. Дифференциации на столбчатую и губчатую ткани не происходит, паренхима остается гомогенной, состоящей из 10—11 слоев

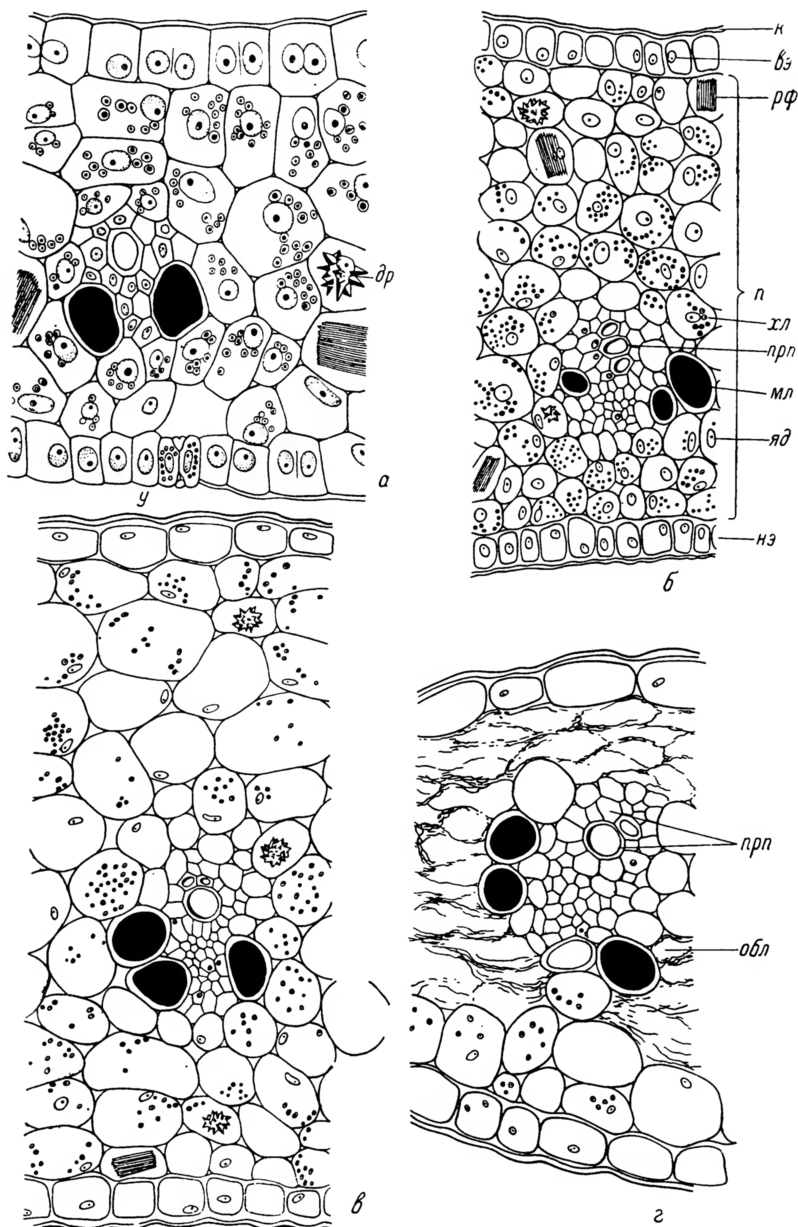


Рис. 5. *Aglaonema elegans*, поперечные срезы покрывала на различных фазах развития соцветия.

а — ранняя фаза; *б* — фаза раскрывания покрывала; *в* — фаза цветения; *г* — фаза плодоношения; *к* — кутикула; *вэ* — верхний эпидермис; *нэ* — нижний эпидермис; *п* — паренхима; *прп* — проводящий пучок; *хл* — хлоропласты; *обл* — облитерированная паренхима; *у* — устьице; *яд* — ядро; *др* — друза; *рф* — рафида; *мл* — млечники.

клеток, которые содержат большое количество хлоропластов. Проводящие пучки имеют слабо выраженную обкладку, формирующуюся из тонкостенных сравнительно крупных паренхимных клеток. Как и на более ранней фазе развития, проводящие пучки окружены млечниками, содержащими дубильные вещества, которые при воздействии хлорным железом и двухромовокислым калием приобретают интенсивно темно-бурую окраску.

В фазе цветения (рис. 5, *в*) в тканях покрывала больших изменений не происходит; наблюдается только незначительное утолщение кутикулы и заметное растяжение паренхимных и эпидермальных клеток. Ядра, прижатые к оболочкам клеток, уменьшаются и приобретают более удлиненную форму; уменьшается также количество хлоропластов.

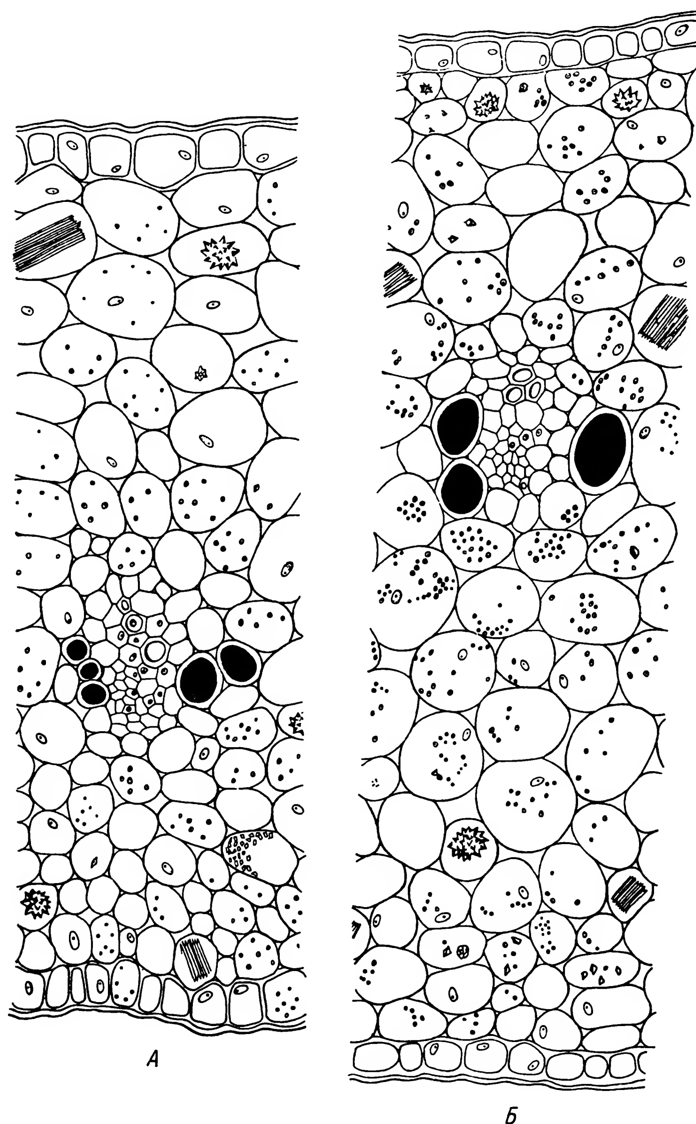


Рис. 6. Поперечные срезы покрывала.

А — *Aglaonema commutatum*; *Б* — *A. elegans*.
Обозначения те же, что и на рис. 5.

В период плодоношения (рис. 5, *г*) паренхима покрывала подвергается сильной облитерации, в результате чего оно постепенно засыхает, но не опадает, а остается у основания початка до полного созревания плодов, однако в таком покрывале клетки эпидермиса, ткани проводящего пучка и млечники сохраняются очень долго.

В результате сравнительно-анатомического исследования 3 видов рода *Aglaonema* было установлено, что покрывала *A. commutatum* (рис. 6, *А*) и *A. robelinii* по своему строению мало отличаются от покрывала *A. elegans* (рис. 6, *Б*). Все три вида *Aglaonema* различаются между собой только по числу слоев клеток паренхимы. Проводящие пучки, идущие из оси со-

цветия в покрывало, располагаются в нем в 2—3 ряда (рис. 4, *Б*) и возле каждого из них находятся 2—3 членистых неразветвленных млечника, которые тянутся вдоль флоэмы на довольно большом расстоянии (рис. 7). На рисунке изображен продольный срез проводящего пучка; видно расположение и своеобразное строение млечников у *A. elegans*. В местах смыкания клеток паренхимы стенкі ечников выпячиваются и внедряются между соседними клетками, образуя короткие отростки. Подобное строение млечников было описано Ван-Тигемом (Van-Tieghem, 1867) у *Alocasia odora*, *Xanthosoma violacea* и других ароидных.

Млечная система исследованных нами видов рода *Aglaonema* перициклического происхождения; она состоит из членистых сосудов, находящихся в тесной связи с флоэмой проводящих пучков как в листьях, так и в оси соцветий и в покрывалах, поэтому млечные сосуды представляют единую систему, которая охватывает все наземные органы растения.

Формирование млечников у исследованных нами видов происходит очень рано; в покрывале соцветия, еще не вышедшего из пазухи листа, имеются уже хорошо развитые млечники. По данным М. И. Савченко (1940)' у некоторых растений млечная система имеется уже в проростках.

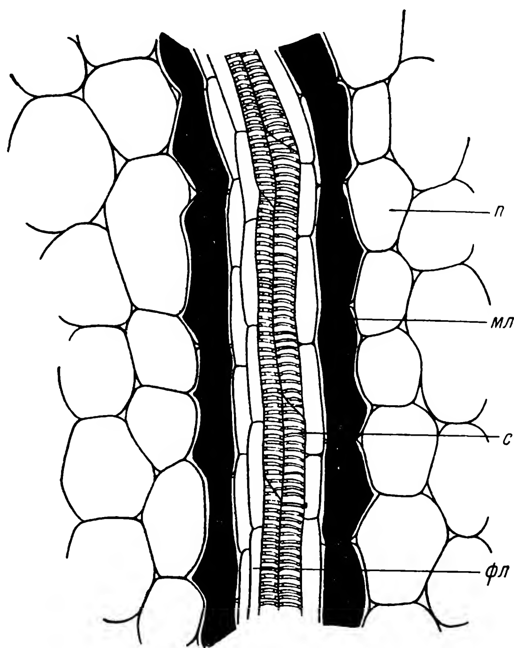


Рис. 7. *Aglaonema elegans*, продольный срез через проводящий пучок покрывала соцветия.
п — паренхима; *мл* — млечники; *с* — спиральные сосуды; *фл* — флоэма.

К общим анатомическим признакам покрывала исследованных нами видов *Anthurium* и *Aglaonema* относятся следующие особенности: однослойность эпидермиса и прямолинейность очертаний его клеток; слабое утолщение оболочек; наличие непогруженных устьиц как на нижней, так и на верхней сторонах покрывала с преобладанием их на верхней; рубиацеоидный тип расположения околоустьичных клеток с некоторым проявлением кольцеклетности (рис. 8); тонкослойность кутикулы, гомогенность паренхимы, обильное отложение различной формы кристаллов щавелевокислого кальция и изменение их содержания в зависимости от фазы развития покрывала.

Строение листа. Сравнительно-анатомическое исследование обычного листа было проведено нами с целью более четкого выявления характерных черт строения покрывала. Для *Anthurium lindenianum* (рис. 9) характерным являются мелкоклетность тканей листа. Палисадная паренхима двух-, трехслойная, из коротких, сравнительно небольших клеток; по форме они мало отличаются от клеток губчатой паренхимы. Последняя состоит из 8—9 рядов рыхло расположенных клеток, среди которых находятся большие воздухоносные полости. Клетки палисадной паренхимы содержат крупные хлоропласты с хорошо выраженной гранулярностью. В клетках губчатой ткани в хлоропластах образуются сложные крахмальные зерна. Как в губчатой, так и в палисадной паренхиме встречаются клетки с друзами и рафидами.

У *Aglaonema elegans* (рис. 10) ткани листа крупноклетные. Палисадная ткань однослойная и состоит из более или менее вытянутых, цилиндрических клеток, содержащих крупные хлоропласты с хорошо выраженной

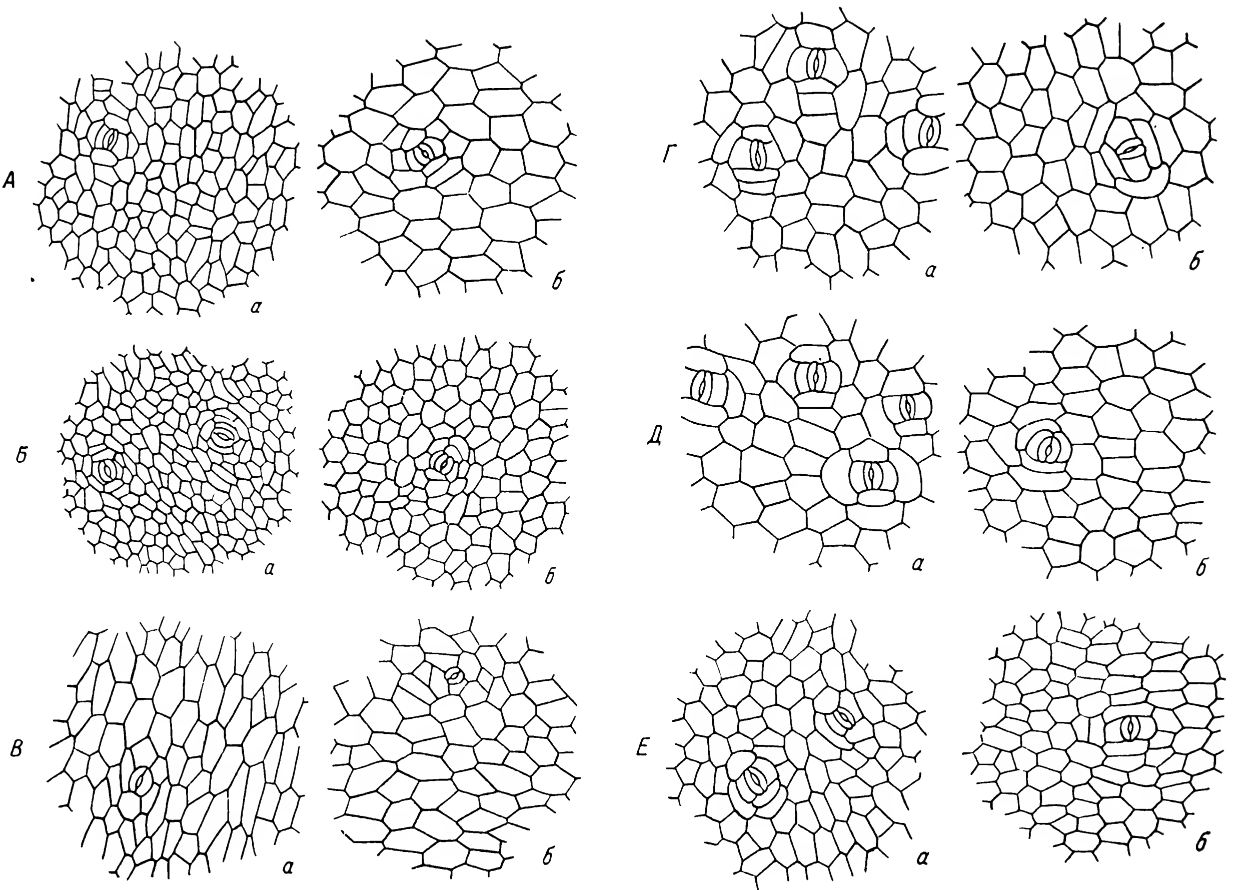


Рис. 8. Эпидермис покрывала (вид сверху).

А — *Anthurium lindenianum*; *Б* — *A. andreanum*; *В* — *A. magnificum*; *Г* — *Aglaonema commutatum*; *Д* — *A. elegans*; *Е* — *A. robelinii*; *а* — верхний эпидермис; *б* — нижний эпидермис.

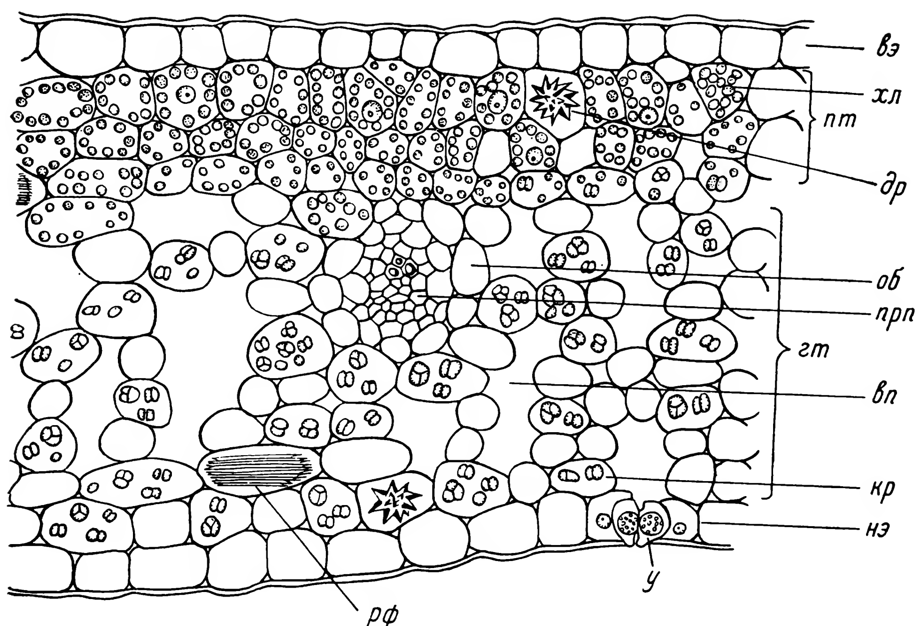


Рис. 9. *Anthurium lindenianum*, поперечный срез листа.

вэ — верхний эпидермис; *нэ* — нижний эпидермис; *пт* — палисадная ткань; *гт* — губчатая ткань; *прп* — проводящий пучок; *вп* — воздушные полости; *хл* — хлоропласты; *др* — друза; *рф* — рафида; *кр* — крахмальные зерна; *об* — обкладка пучка, *у* — устьице.

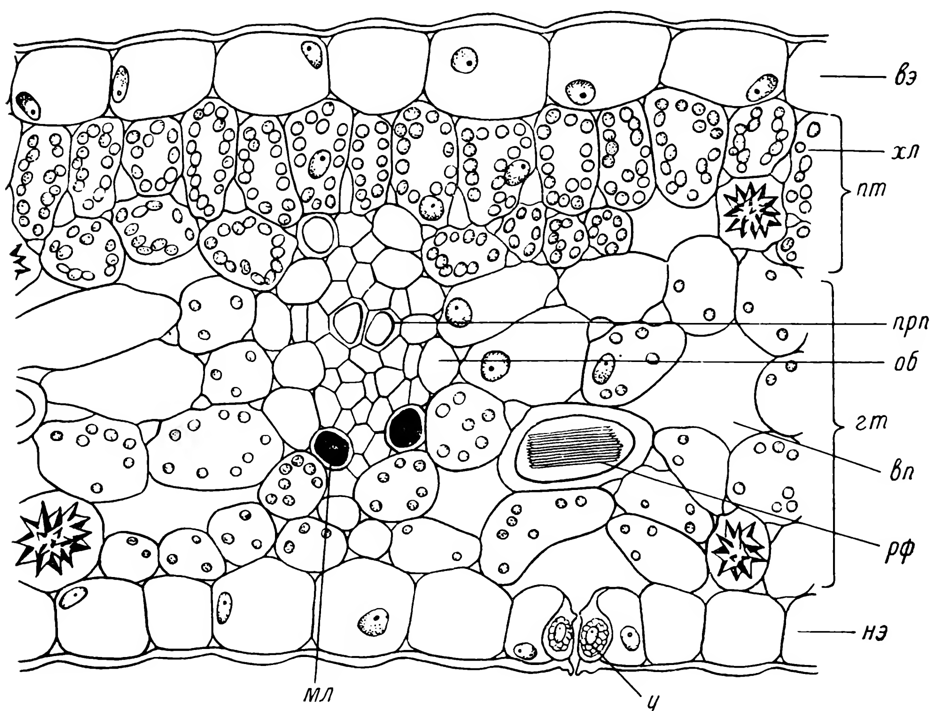


Рис. 10. *Aglaonema elegans*, поперечный срез листа.

вэ — верхний эпидермис; *нэ* — нижний эпидермис; *пт* — палисадная ткань; *гт* — губчатая ткань; *прп* — проводящий пучок; *об* — обкладка пучка; *хл* — хлоропласты; *вп* — воздушные полости; *мл* — млечники; *у* — устьице; *рф* — рафида.

гранулярностью. Губчатая ткань листа состоит из 5—6 рядов рыхло расположенных клеток, которые нередко примыкают друг к другу небольшими отростками, образуя многоветвистую паренхиму (Кожевников, 1881; Комар, 1962). Наличие больших и разнообразных по форме и величине межклетников, как известно, характерно для гигрофитов. Среди клеток, расположенных в средней части толщи листа, имеются крупные водоносные клетки и клетки с утолщенными стенками, содержащие, как правило, рафиды. Клетки с друзами в большинстве случаев располагаются под эпидермисом нижней стороны листа, а также около клеток палисадного слоя.

Характерная черта строения листа *A. elegans* — наличие млечной системы, состоящей из членистых, неразветвленных сосудов, примыкающих к проводящим пучкам. Микрохимические реакции показали, что млечный сок этих вместилищ содержит дубильные и другие вещества.

Итак, листья *Anthurium lindenianum* и *Aglaonema elegans* характеризуются дорсовентральностью мезофилла, обширными воздухоносными полостями, граничащими с целым комплексом клеток, тонкостенностью клеток эпидермиса и слабым образованием кутикулы, формированием непогруженных устьиц, наличием крупных хлоропластов. Все эти признаки свидетельствуют о том, что эти виды имеют сильно выраженную мезоморфную структуру с проявлением черт гигроморфности.

Заключение

На основании проведенного сравнительного анатомо-морфологического исследования строения и развития покрывала соцветия, оси соцветия и листа у *Anthurium lindenianum*, *A. andreanum*, *A. magnificum*, *Aglaonema elegans*, *A. commutatum*, *A. robelinii* в сопоставлении с данными литературы мы пришли к следующим заключениям.

1. Строение покрывала соцветия, оси соцветия и листа резко различается у двух изученных родов, в то время как между видами каждого рода структурных различий почти не наблюдается.

2. В покрывале соцветия не происходит дифференциации на палисадную и губчатую ткани, образуется только гомогенная паренхима. В процессе развития оси соцветия существенных изменений в строении покрывала не наблюдается, изменяется только содержание различных веществ в клетках паренхимы (дубильных, антоциана, крахмала, кристаллов щавелевокислого кальция и других веществ).

3. Покрывало соцветия ароидных представляет собой лист, оставшийся на ювенильной стадии развития; в процессе эволюции он развивался по пути сильной специализации, в результате чего возникло листовидное образование, выполняющее ряд функций.

а) С момента заложения соцветия почти до фазы цветения покрывало плотно окутывает початок. Оно имеет клетки эпидермиса с утолщенными оболочками, гомогенную паренхиму с антоцианом, дубильными веществами, слизями и кристаллами щавелевокислого кальция. Все это свидетельствует о защитной функции покрывала, предохраняющего развивающиеся на початке цветки от неблагоприятных условий среды.

б) Накопление в клетках паренхимы различных веществ и исчезновение их по мере формирования цветков и образования плодов на початке говорит о том, что покрывало выполняет функцию отложения запасных веществ, вовлекаемых в общий обмен в процессе развития соцветия.

в) Наличие устьиц на нижней и верхней сторонах покрывала, наличие хлоропластов в клетках паренхимы на определенных фазах развития одних видов (*Anthurium*) и существование их на протяжении всего жизненного цикла соцветия у других видов (*Aglaonema*) свидетельствуют о том, что покрывало выполняет также функцию ассимилирующего органа.

г) Яркая окраска покрывала, формирование трубки вокруг початка, которая служит ловушкой для насекомых и в то же время представляет собой камеру с определенным микроклиматом (температурой и влажно-

стью), наличие устьиц, волосков или сосочковидных образований в эпидермисе внутренней стороны трубки, а также воздушных пространств, соединяющихся с межклетниками паренхимы покрывала и обеспечивающих интенсивный газоообмен и обновление воздуха в трубке, — все эти особенности способствуют нормальному опылению, образованию и развитию семян.

ЛИТЕРАТУРА

Василевская В. К. (1954). Формирование листа засухоустойчивых растений. — Веттштейн Р. (1905). Руководство по систематике растений, т. II, ч. I и II. Высшие растения. — Деметрадзе Т. Я. (1964). О состоянии зеленых пластид в листьях чая (*Thea sinensis* L.). Бот. журн., 6. — Денисова Г. А. (1961). Распределение дубильных веществ по тканям корня и стебля. Тр. БИН АН СССР, сер. V, 5. — Заленский В. Р. (1904). Материалы к количественной анатомии различных листьев одних и тех же растений. Изв. Киевск. политехн. инст., IV, 1. — Кожевников Д. А. (1878). К истории развития цветка в семействе *Araceae*. — Кожевников Д. А. (1881). Об анатомическом строении цветковых покровов. — Комар Г. А. (1962). К вопросу о природе филлокладиев иглицы подлистной (*Ruscus hypophyllum* L.). Тр. БИН АН СССР, сер. VII, 5. — Комарницкий Н. А., Л. В. Кудряшов, А. А. Уранов. (1962). Систематика растений. — Морщихина С. С. (1961). Монстера деликатесная (*Monstera deliciosa* Liebm.). — Савченко М. И. (1940). Развитие и распределение млечной системы у кок-сагыза. ДАН СССР, XXVII, 9. — Савченко М. И. и Г. А. Комар. (1962). Образование и роль кристаллов оксалата кальция в растительной клетке. Тр. БИН АН СССР, сер. VII, 5. — Тахтаджян А. Л. (1966). Систематика и филогения цветковых растений. — Ткабладзе Ц. И. (1961). Связь между накоплением дубильных веществ и некоторыми экологическими и биологическими особенностями растений. Тр. Ленингр. хим.-фарм. инст., 12, 1. — André M. (1877). L'Illustration Hortical., XXIV. — Baillon H. (1895). Aracées. Histoire des Plantes monographie *Cyclantaceae* et *Araceae*. — Engler A. (1905). *Araceae—Pothoideae*. Pflanzenreich, 21 (IV, 23). — Engler A. (1915). *Araceae*. Pflanzenreich, 64 (IV, 23 Bc). — Esau K. (1960). Plant anatomy. — Garreau M. (1851). Memoire sur la existent entre l'oxygene consommé par le spadice de *l'Arum italicum*, en etat de paroxysme et la chaleur que se produit. Ann. Sci. Nat., VI, sér. 3. — Goebel K. (1924). Die Enfaltungsbewegungen der Pflanzen und deren teleologische Deutung. — Goebel K. (1931). Aracéen. Blutenbildung und Sprossgestaltung (Anthokladien und Infloreszenzen). — Killian Ch. (1929). Developpment et biologie de *Ambrosinia Bassii* L. Bull. Soc. d'Hist. Nat. l'Afrique Nord., 20. — Knoll Fr. (1923). Über die Lückenepidermis der *Arum*-Spatha. Österreisch. Bot. Zeitschr. LXXII. — Knoll Fr. (1926). Insekten und Blumen. Abhandl. Zool. Bot. Gesellsch., XII. — Van-Tieghem Ph. (1867). Recherches sur la structure des *Aroidées*. Théses présentées à la faculté sciences, Paris.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 16 V 1969).

SUMMARY

The article comprises a detailed comparative anatomical analysis of the structure of the spathe and rachis of the inflorescence and of the ordinary leaf in certain species of the genera *Anthurium* and *Aglaonema*.

From the data obtained it is inferred, that the spathe of the inflorescence in *Araceae* is a leaf the development of which was arrested at a juvenile stage. In the course of the evolution it has undergone a conspicuous specialization, having developed into a phylloid formation accomplishing a number of functions: protection, storage, assimilation and the function of an organ facilitating the pollination.

УДК 581.442(213.5)635.965.287

М. Н. Тихонова

СТРОЕНИЕ И ФОРМИРОВАНИЕ ПОБЕГОВ У НЕКОТОРЫХ ВИДОВ ТРОПИЧЕСКИХ ОРХИДЕЙ РОДА *COELOGYNE* LINDL.

С 6 рисунками

M. N. TIKHONOVA. THE SHOOT STRUCTURE AND FORMATION IN CERTAIN SPECIES OF THE GENUS *COELOGYNE* LINDL., A REPRESENTATIVE OF TROPICAL ORCHIDS

Многочисленные виды и гибридные формы тропических и субтропических орхидей принадлежат к числу ценных декоративных растений закрытого грунта и широко культивируются во многих странах. Однако, несмотря на длительность культуры орхидей, целый ряд биологических особенностей этих интереснейших многолетних травянистых растений еще недостаточно изучен. В частности, в отечественной литературе (см. Поддубная-Арнольди и Селезнева, 1957) почти полностью отсутствуют данные о строении и формировании побегов у тропических и субтропических орхидей. В иностранной литературе (Pfitzer u. Kranzlin, 1907; Rotor, 1952; Shushan, 1959) имеются лишь отрывочные сведения, касающиеся отдельных видов.

В оранжереях Ботанического института в течение ряда лет мы изучали строение и формирование побегов у симподиально ветвящихся орхидей, принадлежащих различным родам: *Bletilla* Reichb. f., *Calanthe* R. Br., *Cymbidium* Sw., *Coelogyne* Lindl., *Dendrobium* Sw., *Paphiopedilum* Pfitz., *Pholidota* Lindl., *Ornithidium* Salisb., *Thunia* Reichb. f. и др. В настоящей работе мы приводим данные, касающиеся только видов *Coelogyne*.

Объектами изучения в оранжереях служили следующие виды: *Coelogyne cristata* Lindl., *C. fimbriata* Lindl., *C. flaccida* Lindl., *C. massangeana* Reichb. f. и *C. speciosa* Lindl. Изучение морфогенеза вегетативных и репродуктивных органов путем препарирования и исследования с помощью бинокулярной лупы МБС-1 почек и побегов в различные календарные сроки, а также анализ фенологических данных позволили проследить ход развития побегов этих видов в течение двух-трех лет. Кроме того, в процессе исследования был использован материал по роду *Coelogyne* из гербария Ботанического института АН СССР, а также превосходно выполненные с натуры Пантлингом рисунки представителей этого рода в работе совместной с Кингом (King a. Pantling, 1898). Основываясь на полученных данных, мы попытались выделить среди *Coelogyne* несколько групп, объединяющих виды, сходные по строению и формированию побегов.

Сравнивая нецветущие растения, принадлежащие к перечисленным выше видам *Coelogyne*, нельзя не заметить сходства между ними. Любое из этих растений представляет собой симподиальную систему многолетних вегетативных побегов. Каждый отдельный побег состоит из двух частей: плагиотропной, представленной довольно тонким, более или менее длинным корневищем, ползущим по поверхности субстрата или слегка погруженным в него, и ортотропной части — в виде зеленого надземного

клубня с одним (*C. speciosa*) или двумя (у большинства видов) ассимилирующими листьями на верхушке (рис. 1). Корневищная часть побега покрыта чешуевидными листьями, число которых различно у разных видов, но, как правило, постоянно у каждого вида (5 у *C. speciosa*, 9 у *C. massangeana*, 11 у *C. cristata* и *C. flaccida* и 13 у *C. fimbriata*).

Почки возобновления расположены в пазухах трех-четырех верхних чешуевидных листьев, в месте перехода плагиотропной части побега в его ортотропную часть. Остальная часть корневища почек не несет и является зоной формирования придаточных корней. Почка, располо-

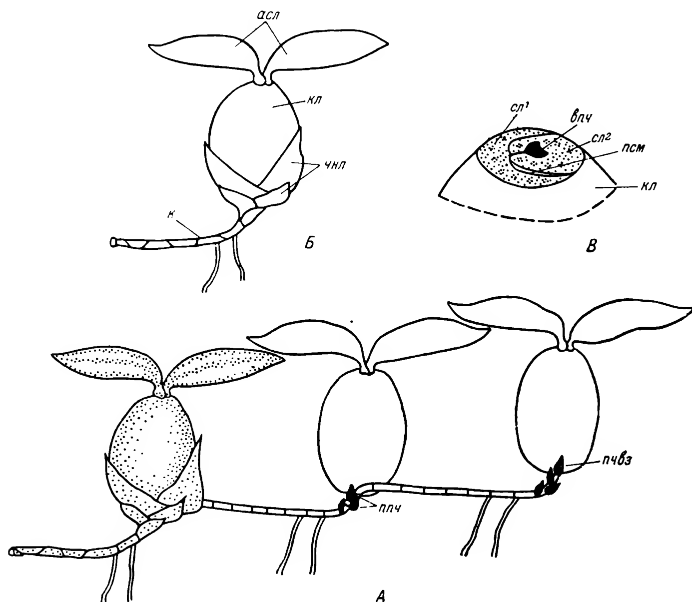


Рис. 1. Схема строения и ветвления побегов у нецветущих растений *Coelogyne*.

А — система трех побегов со снятыми чешуевидными низовыми листьями с последних двух побегов; *Б* — отдельный побег; *В* — верхняя часть побега с удаленными ассимилирующими листьями; *к* — корневище; *кл* — клубень; *асл* — ассимилирующие листья; *чнл* — чешуевидные низовые листья; *пчвз* — почка возобновления; *ппч* — покоящиеся почки; *впч* — верхушечная почка; *сл*¹ — след первого ассимилирующего листа; *сл*² — след второго (верхнего) ассимилирующего листа; *псм* — последнее междоузлие.

женная в пазухе самого верхнего чешуевидного листа, у всех видов крупнее других почек и несет наибольшее число зачаточных листьев. Она (а часто и следующая, вторая, почка) функционирует как почка возобновления; остальные почки находятся в состоянии покоя.

В начальный период своего развития побег растет ортотропно. В дальнейшем значительная часть его, покрытая чешуевидными листьями, полегает и укореняется, образуя плагиотропное корневище, служащее продолжением корневища предыдущего побега.

Клубень представляет собой одно сильно разросшееся предпоследнее (у большинства видов) либо последнее (*C. speciosa*) междоузлие побега и является специализированным органом для запасания воды и питательных веществ. В литературе подобные образования у орхидей чаще называют бульбами или псевдобульбами, но мы считаем термин «надземный клубень» более подходящим (Серебряков, 1952; Федоров и др., 1962). У видов с двумя ассимилирующими листьями на верхушке клубня последнее междоузлие сильно укорочено и без удаления первого ассимилирующего листа часто незаметно, поэтому кажется, что ассимилирующие листья расположены на одном узле супротивно. У *C. cristata*, *C. flaccida* и *C. massangeana* на верхушке побега в пазухе верхнего ассимилирующего листа имеются 2—3 листовых зачатка и меристематический бугорок. В начальный период роста побега после заложения ассимилирующих

листьев в верхушечной меристеме закладываются эти листовые зачатки, но в дальнейшем они не развиваются. Правда, в редких случаях у сильных побегов *C. cristata* вместо двух ассимилирующих листьев на верхушке клубня появляются три листа. У нецветущих побегов *C. fimbriata* и *C. speciosa* верхушечная почка отмирает.

Таким образом, в строении побегов у нецветущих растений имеются некоторые общие черты у всех исследованных видов. Однако эти виды различаются по степени сформированности побегов в почках возобновления. В то время как у большинства из них ко времени окончания роста побега в почках возобновления заложены лишь чешуевидные листья побега (все или почти все), у *C. speciosa* вегетативный побег заложен полностью. В процессе формирования побегов у цветущих растений обнаруживаются новые и более четкие различия между указанными видами.

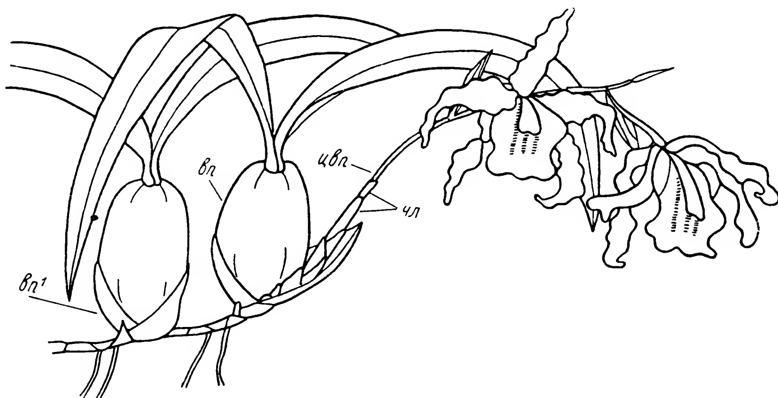


Рис. 2. *Coelogyne cristata.*

вп — вегетативный побег текущего года; *цвп* — цветоносный побег; *чл* — чешуевидные листья цветоносного побега; *вп*[1] — вегетативный побег прошлого года.

Рассмотрим формирование побегов у отдельных видов.

У *C. cristata* в течение года формируются два вида побегов, различающиеся по строению и функциям, — вегетативные и цветоносные (рис. 2).

Вегетативный побег, как отмечалось, состоит из корневища с чешуевидными листьями (обычно их 11) и придаточными корнями и зеленого надземного клубня с двумя ассимилирующими листьями на верхушке. В пазухах четырех верхних чешуевидных листьев корневища находятся боковые почки.

Цветоносный побег не имеет клубня, ассимилирующих листьев [1] и придаточных корней. Это короткий ортотропный побег, покрытый налегающими друг на друга чешуевидными листьями (обычно их 9) и несущий верхушечное соцветие из 3—5 цветков, расположенных в пазухах прицветников. Почки на цветоносном побеге закладываются в пазухах двух верхних чешуевидных листьев, но в дальнейшем не развиваются.

Обычно верхняя наиболее крупная почка корневища вегетативного побега (реже две верхние почки), не переходя в состояние покоя, в тот же год развивается в цветоносный побег. В этом случае новый вегетативный побег вырастает в следующем году из почки, расположенной ниже на корневище, если же при отсутствии соответствующих условий цветоносный побег не развивается, то верхняя почка корневища (или две верхние почки) становится почкой возобновления и с наступлением периода роста начинает развиваться в вегетативный побег. В любом случае не все четыре заложившиеся почки развиваются в побеги; одна или две самые нижние, а если растение не цветет, то часто и три остаются в состоянии покоя, являясь резервными почками.

---

[1] Клубень и ассимилирующие листья не развиваются, оставаясь в зачаточном состоянии при основании цветоноса.

Рост вегетативного побега *C. cristata* продолжается 7 месяцев (с марта до октября). До начала роста побега в почке возобновления уже заложено 10—11 зачаточных чешуевидных листьев. Начало роста характеризуется увеличением размеров этих чешуй и одновременно заложением и ростом ассимилирующих листьев. В начальный период роста побега в пазухах четырех верхних чешуй закладываются боковые почки. Первыми заканчивают рост чешуевидные низовые листья (в акропетальной последовательности), последними — ассимилирующие листья, которые растут в течение всего периода роста побега. Рост ассимилирующих листьев почти заканчивается, когда начинается сравнительно быстрое (в течение двух месяцев) разрастание междоузлия, образующего клубень. С завершением роста клубня побег заканчивает свое формирование. Подобная последовательность роста элементов вегетативного побега характерна для всей группы рассматриваемых видов орхидей.

Цветоносные побеги у *C. cristata* начинают развиваться в августе—сентябре на еще не закончивших рост вегетативных побегах. В это время в верхней почке корневища обычно после заложения 11-го зачаточного листа конус нарастания начинает дифференцироваться в соцветие. Почка набухает, кроющая чешуя ее разрывается и цветоносный побег продолжает свой дальнейший рост и дифференциацию. В конце сентября, когда вегетативные побеги заканчивают рост, цветоносные побеги уже хорошо видны, так как возвышаются над прикрывающими их низовыми чешуевидными листьями вегетативного побега. После окончания роста вегетативного побега почки на его корневище, за исключением верхней, развивающейся в цветоносный побег (или двух верхних почек), переходят в состояние покоя до следующего периода роста. Цветоносные же побеги продолжают развиваться, и в конце января—начале февраля начинается цветение растений, продолжающееся до конца февраля—начала марта.

Таким образом, цветоносные побеги *C. cristata*, развивающиеся из верхних почек корневищ вегетативных побегов, значительно опережают в своем развитии вегетативные побеги, вырастающие из почек, расположенных ниже. Хотя те и другие почки закладываются одновременно, вегетативные побеги вырастают лишь на следующий год, после того как почки, дающие им начало, пройдут период покоя.

Подобный *C. cristata* тип строения и формирования побегов, вегетативных и цветоносных, свойствен также *C. flaccida* и *C. massangeana*. *C. cristata* и *C. flaccida* сходны и по ритму развития побегов, различаясь лишь по времени прохождения фенофаз (у *C. flaccida* вегетативные побеги растут с апреля по октябрь; соцветия начинают формироваться в октябре, а цветут растения в феврале—марте). У *C. massangeana* ритм развития побегов иной. Если для *C. cristata* и *C. flaccida* характерно четкое чередование периодов покоя почек возобновления и последующего развития из них побегов, то у *C. massangeana* заметно выраженного периода покоя у почек возобновления не наблюдается. Рост нового вегетативного побега у этого вида начинается сразу же по окончании роста предыдущего побега; поэтому у *C. massangeana* в течение года не только успевает вырасти один вегетативный побег, но и начинается рост следующего, дочернего. При таком ритме роста побеги заканчивают свое формирование в разное время, отсюда и неопределенность времени цветения этой орхидеи. Как сказано выше, цветоносные побеги у *C. cristata* начинают формироваться на еще не закончивших рост вегетативных побегах; в противоположность этому у *C. flaccida* и *C. massangeana* цветоносные побеги развиваются лишь после того, как вегетативный побег полностью сформируется.

У *C. fimbriata* в отличие от *C. cristata* и сходных с нею видов цветоносный побег расположен на верхушке клубня, он формируется из конуса нарастания вегетативного побега (рис. 3).

Боковые почки у *C. fimbriata* находятся лишь в пазухах трех-четырех верхних чешуевидных листьев корневища. К концу периода роста побега в них заложено по 7—11 зачаточных листьев. Самая верхняя наи-

более развитая почка (реже две верхние почки) становится почкой возобновления и с наступлением периода роста начинает развиваться в новый побег. Ниже расположенные почки остаются в состоянии покоя.

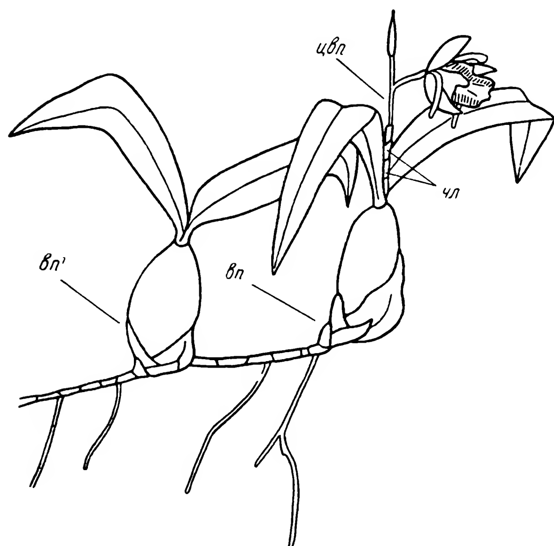


Рис. 3. *Coelogyne fimbriata.*

вп — вегетативный побег текущего года; *цвп* — цветоносный побег: *чл* — чешуевидные листья цветоносного побега; *вп*¹ — вегетативный побег прошлого года.

Рост побега из почки возобновления начинается в конце октября и продолжается до сентября следующего года. С началом роста побега начинают увеличиваться в размерах ранее заложенные в почке чешуевидные листья, формируются и растут новые чешуи и ассимилирующие листья. Одновременно в пазухах трех-четырех верхних чешуй закладываются боковые почки.

После заложения ассимилирующих листьев конус нарастания побега начинает очень медленно развиваться в цветоносный побег; дальнейшее формирование цветоносного побега происходит одновременно с ростом вегетативного побега. Сначала закладываются и растут чешуевидные листья цветоносного побега (обычно их 6—7), затем, в июле—августе, — прицветники, в пазухах которых формируются цветки. Цветение *C. fimbriata* происходит в сентябре—октябре. К началу цветения вегетативный побег заканчивает рост и почки возобновления на его корневищной части переходят в состояние покоя; в конце октября эти почки начинают развиваться в новые побеги, окончательное формирование которых совпадает с образованием верхушечных цветоносных побегов.

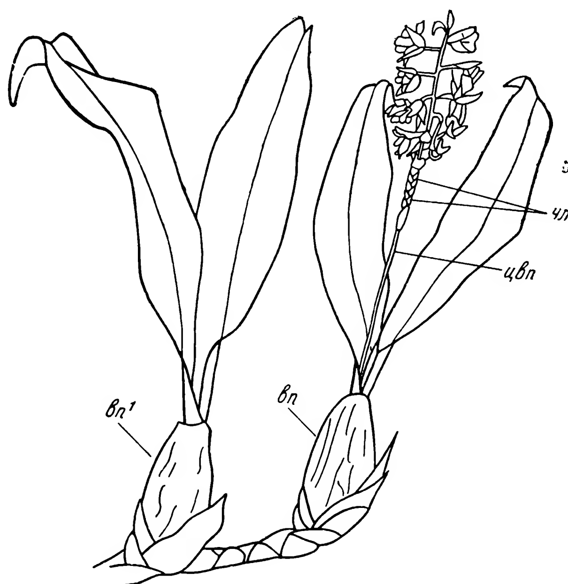


Рис. 4. — *Coelogyne elata* (по King a. Pantling, 1898).

вп — вегетативный побег текущего года; *цвп* — цветоносный побег; *чл* — чешуевидные листья цветоносного побега; *вп*¹ — вегетативный побег прошлого года.

Как показывают наблюдения, в оранжерейных условиях не все побеги *C. fimbriata* завершают свое развитие формированием полноценных верхушечных цветоносных побегов. У некоторых из них цветоносные побеги отмирают на различных стадиях своего развития, в результате чего появляются вегетативные побеги, подобные вегетативным побегам *C. cristata*. В отличие от *C. cristata* и сходных с нею видов появление таких побегов у *C. fimbriata* свидетельствует о том, что условия в определенный период оказались неблагоприятными для формирования цветоносного побега.

Подобный тип строения побега имеет также *C. barbata* Griff. и *C. elata* Lindl. (рис. 4). Но как показали исследования гербарного материала и изучение рисунков Пантлинга, по сравнению с побегом *C. fimbriata* они отличаются значительной длиной междоузлия между последним

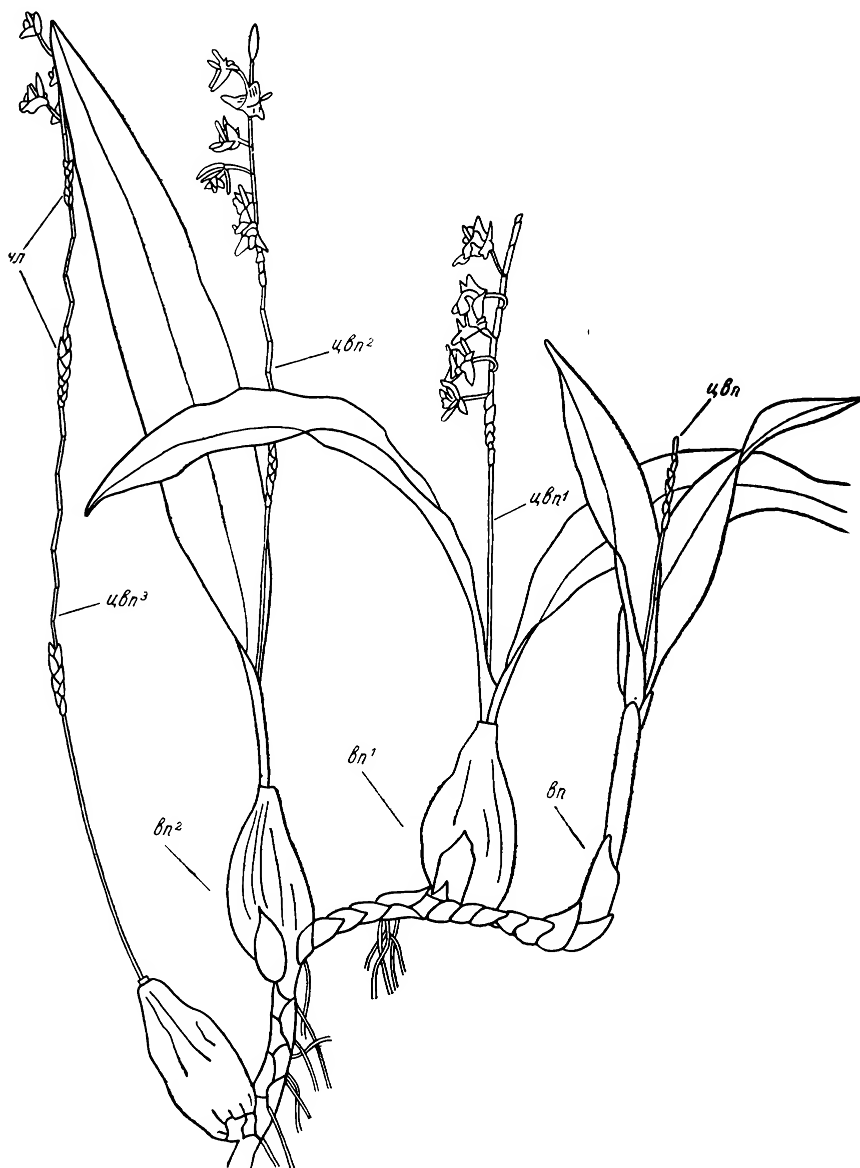


Рис. 5. *Coelogyne flavida* (по King a. Pantling, 1898).

вп — растущий вегетативный побег текущего года с формирующимся цветоносным побегом (*цвп*) на верхушке; *вп*¹ — вегетативный побег прошлого года; *вп*² — вегетативный побег позапрошлого года; *цвп*¹ — однолетний цветоносный побег; *цвп*² — двухлетний цветоносный побег; *цвп*³ — трехлетний цветоносный побег; *чл* — чешуевидные листья цветоносного побега.

ассимилирующим листом и первым чешуевидным листом цветоносного побега (у *C. fimbriata* длина этого междоузлия около 0.1 см, у *C. barbata* — до 31 см, у *C. elata* — до 18.5 см).

Изучение гербария и рисунков трех видов — *C. flavida* Wall., *C. longipes* Lindl. и *C. prolifera* Lindl. — позволило выявить иной тип побега. Эти виды отличаются от *C. fimbriata* по строению верхушечного цветоносного побега (рис. 5). Все они имеют многолетний, моноподиально нарастающий, «членистый» верхушечный цветоносный побег, состоящий из ряда годичных цветоносных побегов; границу между последними об-

разуют чешуевидные листья, покрывающие основание каждого годичного побега. Подобный тип многолетнего цветоносного побега формируется в результате того, что его конус нарастания, прикрытый верхними прицветниками, не отмирает, как у однолетних цветоносных побегов многих видов *Coelogyne*, а образует цветоносный побег следующего года.

Для *C. speciosa* характерно формирование верхушечного соцветия, цветки которого раскрываются в начальный период роста побега (рис. 6). Сформировавшийся побег этого вида состоит из короткой корневищной части с чешуевидными листьями (обычно пятью) и придаточными корнями

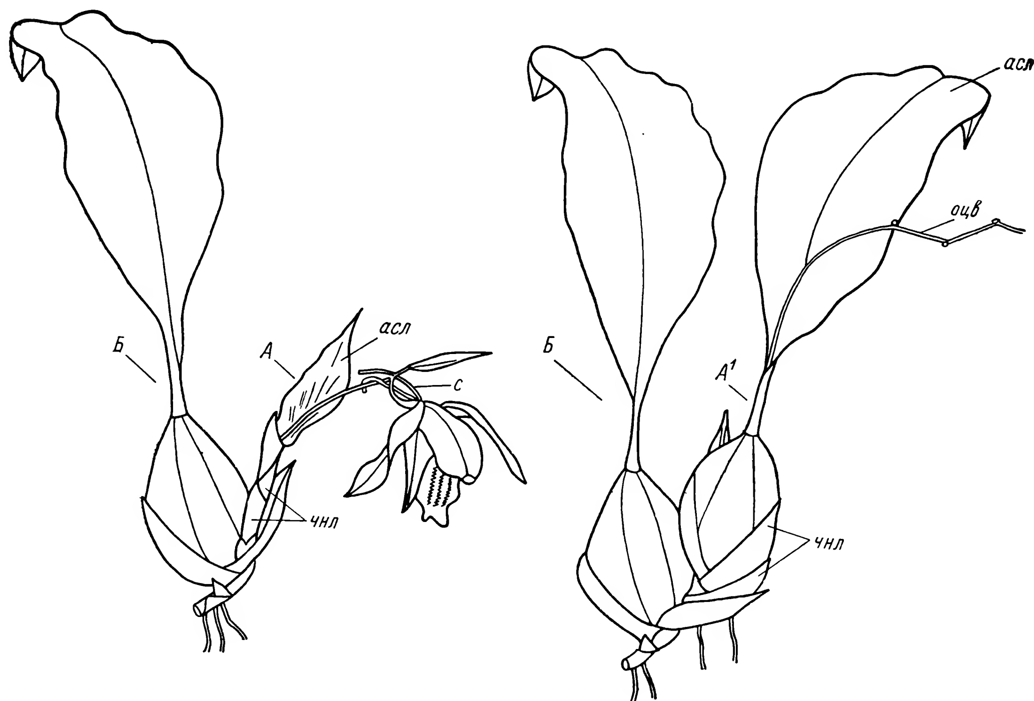


Рис. 6 *Coelogyne speciosa.*

А — побег в период цветения; *А*¹ — тот же побег после окончания роста и цветения; *Б* — предыдущий побег; *чнл* — чешуевидные низовые листья; *асл* — ассимилирующий лист; *с* — соцветие; *оцв* — остаток цветоноса.

и зеленого надземного клубня с одним ассимилирующим листом и остатком цветоноса на верхушке. Боковые почки находятся в пазухах трех верхних чешуевидных листьев корневища. Самая верхняя, наиболее крупная почка корневища (а у сильных побегов и вто́рая, ниже расположенная) функционирует как почка возобновления. После окончания роста побега эта почка без заметного периода покоя начинает развиваться в новый побег, в то время как ниже расположенные почки переходят в состояние покоя и становятся резервными.

У *C. speciosa* в почке возобновления вегетативный побег заложен полностью. Разрыв кроющей чешуи почки у этого вида связан с началом формирования из конуса нарастания побега верхушечного соцветия. Одновременно начинают увеличиваться в размерах заложенные ранее чешуевидные листья и единственный ассимилирующий лист побега, а в пазухах трех верхних чешуевидных низовых листьев появляются зачаточные боковые почки. При дальнейшем росте побега заложившееся в последнюю очередь соцветие опережает в своем развитии все другие элементы побега, за исключением первых чешуевидных листьев, которые ко времени начала цветения заканчивают рост. Соцветие *C. speciosa* представлено коротким цветоносом, в верхней части которого расположены 2—3 цветка, раскрывающиеся в акропетальной последовательно-

сти, причем каждый цветок обычно раскрывается после увядания предыдущего. В остальном рост побегов протекает так же, как и у других видов: первыми заканчивают рост чешуевидные листья, ассимилирующий лист растет в течение всего периода роста побега, в конце этого периода окончательно формируется клубень и с завершением его роста развитие побега заканчивается.

Такой характер формирования побега у *C. speciosa* наблюдается в том случае, если в начальный период его развития конус нарастания дифференцируется в соцветие. При отсутствии благоприятных условий соцветие не формируется, верхушечная точка роста побега отмирает, и в результате вырастает лишь вегетативный побег.

Наши наблюдения показали, что побег *C. speciosa* (как и у *C. massangeana*) растет меньше года, а новый побег начинает расти сразу же по окончании роста предыдущего побега, поэтому здесь нет определенного времени начала роста побегов и определенного времени цветения.

Исследование гербарных образцов показало, что подобный же тип строения и формирования побегов свойствен *C. corymbosa* Lindl., *C. ocultata* Hook. f. и *C. odoratissima* Lindl. По-видимому, для этих видов характерна и та же степень сформированности побегов в почках возобновления, что и для *C. speciosa*. Распознается данный тип побега легко, по его своеобразному виду в период цветения; наличие выше чешуевидных листьев побега молодого растущего ассимилирующего листа (или двух листьев), вслед за которым появляется соцветие, отличает его от лишенных ассимилирующих листьев цветоносных побегов *C. cristata* и сходных с нею видов.

Таким образом, на основании изученного материала можно выделить четыре группы видов *Coelogyne*, различающихся по строению и формированию побегов:

I группа — характеризуется формированием двух типов боковых побегов: вегетативных и цветоносных (*C. cristata*, *C. flaccida*, *C. massangeana*).

II группа — дифференциация побегов на вегетативные и цветоносные отсутствует: цветоносный побег является продолжением вегетативного побега (*C. barbata*, *C. elata*, *C. fimbriata*).

III группа — дифференциация побегов на вегетативные и цветоносные отсутствует. Цветоносный побег является продолжением вегетативного побега, но в отличие от цветоносного побега видов второй группы он многолетний (*C. flavida*, *C. longipes*, *C. prolifera*).

IV группа — характеризуется формированием верхушечного соцветия, цветки которого раскрываются в начальный период роста побега (*C. corymbosa*, *C. ocultata*, *C. odoratissima*, *C. speciosa*).

ЛИТЕРАТУРА

Поддубная-Арнольди В. А. и В. А. Селезнева. (1957). Орхидеи и их культура. — Серебряков И. Г. (1952). Морфология вегетативных органов высших растений. — Федоров Ал. А., М. Э. Кирпичников, З. Т. Артюшенко. (1962). Атлас по описательной морфологии высших растений. — King G. a. Pantling. (1898). The orchids of the Sikkim-Himalaya. In: Ann. Roy. Bot. Garden, VII. — Pfitzer E. u. Fr. Kranzlin. (1907). *Orchidaceae — Monandreae — Coelogyninae*. In: A. Engler. Das Pflanzenreich, 32. — Rotor G. (1952). Daylength and temperature in relation to growth and flowering of orchids. In: Cornell. Exp. Sta. Bull., 885. — Shushan S. (1959). Developmental Anatomy of an orchids *Cattleya*× *Trimos*. В кн.: The orchids. A Scientific Survey.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 19 II 1969).

SUMMARY

The paper is devoted to the results of studying the shoot formation in orchids belonging to the genus *Coelogyne* under hothouse conditions. Besides the hothouse plants herbarium materials and drawings were also extensively used in these studies. Alongside of the description of the structure of vegetative and floriferous shoots of a number of species of *Coelogyne* the article comprises the data on the course of development of these shoots from the moment of their initiation. On the basis of the material studied four groups of species are distinguished differing from one another in the structure and formation of shoots.

УДК 581.3 : 582.542.2 (211.7) (571.511)

Т. Г. Полозова

БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ *ERIOPHORUM VAGINATUM* L. КАК КОЧКООБРАЗОВАТЕЛЯ (ПО НАБЛЮДЕНИЯМ В ТУНДРАХ ЗАПАДНОГО ТАЙМЫРА)

С 3 рисунками

T. G. POLOZOVA. SPECIFIC BIOLOGICAL FEATURES OF *ERIOPHORUM VAGINATUM* L. AS A HUMMOCK-FORMING PLANT (ACCORDING TO THE OBSERVATIONS IN THE TUNDRAS OF THE WESTERN PART OF TAIMYR PENINSULA)

Eriophorum vaginatum является одним из наиболее широко распространенных растений-кочкообразователей. Особенно велика роль пушицевых кочкарников в растительном покрове тундровой зоны в Сибири к востоку от р. Лены (Сочава, 1932, 1934; Городков, 1935, 1944: Васильев, 1936; Крючков, 1968) и на Аляске (Hanson, 1950; Churchill, 1955).

При изучении кочкарных тундр Таймыра мы стремились выяснить, какие черты морфологии и биологии *Eriophorum vaginatum* способствуют образованию ее кочек и какова ценотическая роль самой пушицы на разных стадиях развития кочкарного нанорельефа.

Наблюдения за формированием кочек *Eriophorum vaginatum* проводились на правобережье р. Пясины (устье р. Тареи). на Таймырском биогеоценологическом стационаре Ботанического института АН СССР. Район стационара расположен близ северной границы подзоны типичных тундр, которая в большинстве случаев является и северным пределом распространения пушицевых кочкарных тундр (Дедов, 1933; Городков, 1944).[1]

Пушицевые кочкарные тундры в районе Таймырского стационара приурочены к очень пологим склонам со слабо дренированными тяжелыми суглинистыми почвами. Нигде (за исключением нижнего уступа низкогорной гряды Даксатас) они не образуют значительных по протяжению массивов и обычно вкраплены отдельными участками в общий фон пушицево-осоково-моховых или кустарничково-осоково-моховых тундр.

Растительность пушицевых кочкарных тундр носит комплексный характер. Основными элементами нанокомплекса являются кочки, задернованные межкочечные понижения и голые суглинистые пятна. В развитом состоянии кочки достигают высоты 20—25 см и диаметра 35 см и покрывают в наиболее благоприятных условиях (на гривках в озерных понижениях) около половины поверхности. На кочках пушицы в значительном обилии растут *Dryas punctata*, *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica*, *Vaccinium vitis-idaea* var. *minus*, *Pyrola grandiflora*; встречаются также *Luzula nivalis*, *Arctagrostis latifolia*, *Saxifraga punctata*, *Minuartia arctica*, *Astragalus umbellatus*, *Valeriana capitata*, *Salix polaris*. Покрытие

[1] На севере Восточной Сибири и Чукотского полуострова кочкарники иногда заходят и в подзону арктических тундр. Примером могут служить арктические кочкарные тундры материкового побережья Чукотки (Юрцев, 1967), а также кочкарники самой северной части Лено-Оленекского междуречья, встреченные нами в 1956 г.

мхов на кочках сильно колеблется; в моховом покрове преобладают *Hylocomium splendens* var. *alaskanum*, *Tomenthypnum nitens*, *Dicranum congestum*, *Rhacomitrium lanuginosum*. Около 5% поверхности кочек покрывают лишайники — *Peltigera aphthosa*, *Cetraria cucullata*, *C. islandica*, *Thamnolia vermicularis*, *Dactylina arctica*.

В задернованных межкочечных понижениях более или менее обильно встречаются *Cassiope tetragona*, *Dryas punctata*, постоянно присутствуют *Betula nana*, *Salix pulchra*, *S. reptans*, нередки *Ledum decumbens*, *Ramischia obtusata*, *Polygonum bistorta*, *Saxifraga punctata*, *S. hirculus*, *Ranunculus lapponicus*, *R. affinis*, *Parrya nudicaulis*. В моховом покрове (покрытие 95%) господствует *Hylocomium splendens* var. *alaskanum*, *Aulacomnium turgidum*, *Ptilidium ciliare*.


Рис. 1. Пятно, окруженное кочкарным валиком, с кочкой пушицы посередине.

На пятнах незадернованного суглинка, занимающих 5—7% поверхности, встречаются *Polygonum viviparum*, *Juncus biglumis*, *Nardosmia frigida*, *Eriophorum angustifolium*, *E. brachyantherum*, *Rumex arcticus* и др.

По видовому составу описываемые кочкарники довольно близки к зональному типу тундр этого района — мелкобугорковым дриадово-осоково-моховым тундрам (Матвеева, 1968), отличаясь лишь большим обилием пушицы и кустарничков. От южных вариантов кочкарных тундр описанные кочкарники отличаются меньшей вегетативной мощностью пушицы (соответственно и меньшими размерами кочек), меньшим ее обилием, присутствием арктических и аркто-альпийских видов цветковых растений, полным отсутствием сфагновых мхов, меньшей мощностью торфянистого горизонта.

Более обедненным флористически, но зато более распространенным вариантом кочкарной пушицевой тундры в данном районе является пятнистая кочкарная тундра приводораздельных склонов. Кочки в тундре этого типа неравномерно распределены по поверхности, всегда приурочены к скоплениям пятен сырого суглинка, протаивающим на глубину 50—60 см. Кочки окаймляют пятна сомкнутой или разорванной цепочкой, образуя валик высотой 10—15 см. В центре пятен также обычно возвышается одна или несколько крупных кочек, в этом случае пятна принимают форму колец (рис. 1). Подобный тип пятен (tussock-rings) в тундровой зоне Канады описан Уошберном (1958).

Для изучения формирования кочек был выбран участок пушицевой тундры с кольцевыми пятнами в верхней части склона водораздела (вертикальный профиль растительности и почв изображен на рис. 2).

Как показано на рис. 2, под кочками почвенный профиль более сложный, чем под выровненными участками и голыми суглинистыми пятнами. Почва перегнойно-глеевая, задернованная, пропитанно-гумусовая; весь почвенный профиль до уровня мерзлоты (на глубину 60 см) пронизан корнями пушицы, более обильными в верхних горизонтах.

В основании «зрелых» кочек под очень плотной пушицевой дерниной неизменно обнаруживается минеральный бугорок, так что кочка располагается как бы на пьедестале. Эта особенность, по-видимому, присуща северным вариантам кочкарной тундры. Кочки на минеральных бугорках мы наблюдали также на левом берегу Оленекской протоки р. Лены, в окрестностях пос. Чай-Тумуз.

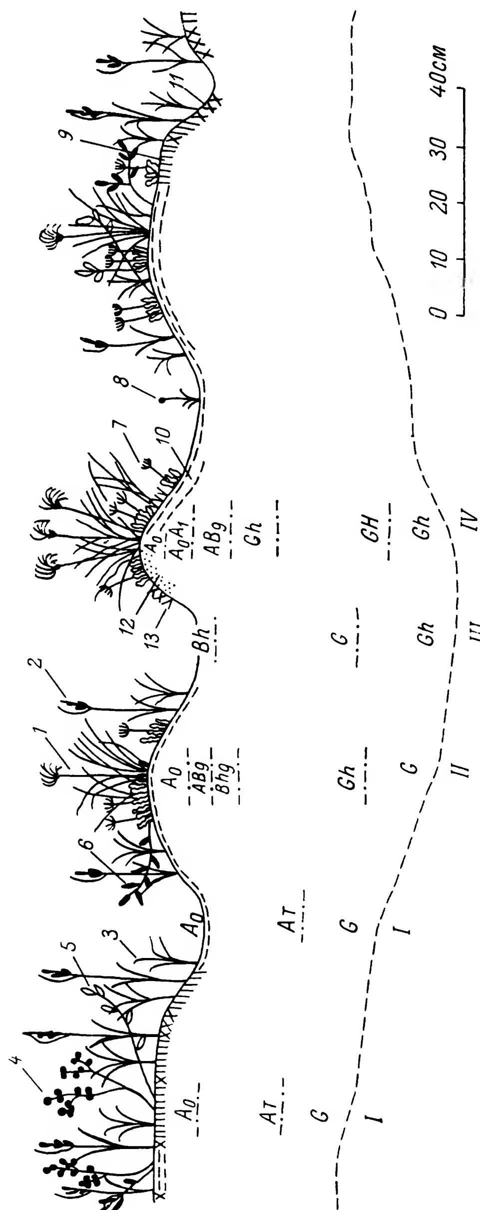


Рис. 2. Вертикальный профиль растительности и почв в кустарничково-пушицево-осоково-моховой тундре.

1 — Eriophorum vaginatum; 2 — Carex stans; 3 — Eriophorum angustifolium; 4 — Betula nana; 5 — Salix pulchra; 6 — S. reptans; 7 — Dryas punctata; 8 — Luzula confusa; 9 — Hylocomium splendens var. *alaskanum; 10 — Tomenthypnum nitens; 11 — Aulacomnium turgidum; 12 — Dicranum congestum; 13 — Cladonia pyxidata*. Почвы: *I* — болотно-тундровая торфянисто-глеевая; *II* — тундровая глеевая задернованная потечно-гумусовая; *III* — тундровая остаточно-глеевая пропитанно-гумусовая; *IV* — тундровая перегнойно-глеевая задернованная пропитанно-гумусовая. Профили *II* и *IV* расположены под старыми кочками пушицы. Почвенные горизонты: A_0 — моховая подстилка; A_0A_1 — перегнойный; *Am* — торфянистый; *ABg* — перегнойно-иллювиальный, оглеенный; *Bh* — иллювиальный гумусированный; *Bhg* — иллювиальный гумусированный оглеенный; *G* — глеевый: *Gh* — глеевый гумусированный; *GH* — глеевый сильно гумусированный.

Гопкинс и Зигафус (Hopkins a. Sigafoos, 1954) обнаружили такие кочкарники на п-ве Сьюард (Аляска). По их мнению, минеральное поднятие возникает в результате направленного кверху движения почвы под дерниной пушицы. Это движение вызывается боковым давлением, возникающим при замерзании межкочечных участков, которое опережает замерзание самих кочек. Подобная точка зрения предполагает наличие достаточно мощного теплоизолирующего слоя растительной дернины, чего в наших условиях не наблюдается. Кочки замерзают и оттаивают раньше, чем межкочечные участки. Образование минеральных бугорков под кочками в тундрах Западного Таймыра можно рассматривать

как частный случай формирования бугоркового нанорельефа, широко развитого в дриадово-осоковых тундрах плакорного типа. Согласно наиболее распространенной гипотезе, минеральные бугорки образуются в результате подтягивания почвенных растворов к участкам поверхности, замерзающим первыми.

На вертикальном разрезе кочки пушицы бросается в глаза плотное сплетение перекрещивающихся пучков побегов, пронизанных корневищами и корнями. При детальном анализе побегов пушицы, образующих дернину, выявляются различия в их строении. Имеются побеги двух типов: корневищно-розеточные и розеточные. Корневищно-розеточные образуются в нижней части зоны кущения материнского побега, выделяются большей вегетативной мощностью и большим углом отхождения (от 45 до 90°). Длина корневищной части зависит от того, на какой глубине возникает побег, и обычно колеблется в пределах 1.5—3 см (изредка до 5 см). К образованию розетки и кущению побег переходит лишь по выходе на поверхность кочки. На корневищной части побега развивается 3—5 чешуевидных листьев, выше — 1—2 переходных листа. В розеточной части побега ежегодно развертывается по 3 листа. Цикл развития побега заканчивается на 6—10-й год образованием верхушечного соцветия. (В Подмосковье на 3—4-й год, см. Серебряков, 1947).

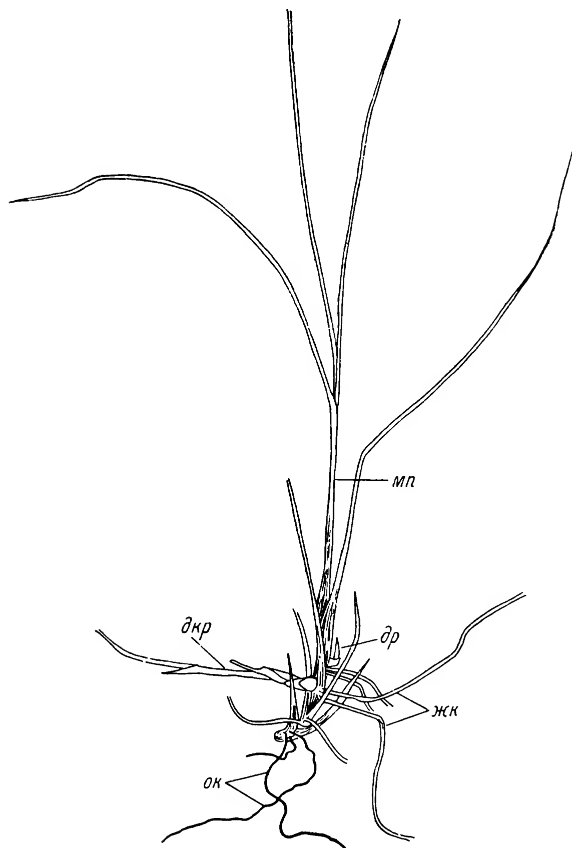


Рис. 3. Начало ветвления корневищно-розеточного побега *Eriophorum vaginatum*.

мп — материнский побег; *дкр* — дочерний корневищно-розеточный побег; *др* — дочерний розеточный побег; *ок* — отмершие корни; *жк* — живые корни.

Побеги описанного типа в результате кущения дают начало отдельным парциальным кустам. Кущение начинается на 3—6-й год с момента образования побега из почки. Дочерние побеги развиваются экстравагинально в пазухах настоящих листьев по 2—5 на каждом материнском побеге. В пределах парциального куста побеги ветвятся до II—III порядка; отдельные парциальные кусты включают от нескольких до двух десятков побегов, в зависимости от возраста растения и положения их материнского побега в системе ветвления особи.

В нижней части зоны кущения развиваются побеги, сходные по типу с материнскими и отходящие от них под большим углом (этим и объясняется характерный перекрест пучков побегов и корней, заметный на разрезе кочки); в верхней же части зоны кущения развиваются розеточные побеги, направление роста которых совпадает с направлением роста материнского побега (рис. 3). В основании розеточных побегов развивается 1—2 чешуевидных или переходных листа, выше — розетка ассимилирующих листьев. Розеточные побеги отмирают, не вступая в генеративную фазу, выполняя лишь функцию ассимиляции.

Если корневищно-розеточные побеги играют роль арматуры, скрепляющей кочку, то совокупность розеточных побегов является заполнителем; ими создается основная масса органического вещества кочки.

Структура каждой кочки зависит от этапа жизненного цикла образующей ее особи (или клона) *Eriophorum vaginatum* и соответствует определенной фазе формирования биогенного нанорельефа.

Образование новых кочек происходит лишь за счет семенного возобновления пушицы, поскольку вегетативное размножение *Eriophorum vaginatum* осуществляется лишь в пределах кочки. Близ северной границы распространения кочкарников *E. vaginatum* плодоносит нерегулярно, урожай семян сильно колеблется по годам. Так, число кочек, на которых отмечалось плодоношение пушицы, в 1967 г. составило всего 4% от числа кочек, плодоносивших в 1966 г., а число колосков соответственно 1%. (Плодоношение учитывалось на 10 постоянных площадках размером 100 м²). Многочисленные всходы и ювенильные растения пушицы были найдены только на сырых суглинистых пятнах. Всходы составили 33.4% от общего числа растений данной ценотической популяции (при учете числа особей каждая кочка условно принималась за единицу наравне со всходами и ювенильными растениями).

Весь период от начала формирования кочки до ее отмирания разделен нами на 4 фазы, сравнительная характеристика которых приведена в табл. 1. Остановимся вкратце на особенностях некоторых фаз.

Фаза плоской сплошной дерновинки соответствует ювенильному и имматурному состоянию пушицы; она продолжается от начала кущения в 2—3-летнем возрасте до перехода в генеративное состояние. Для этой фазы характерны однотипность побегов кущения (все побеги розеточные, лишь слегка различающиеся по направлению роста), отсутствие слоя неразложившихся органических остатков и минерального бугорка под дерновинкой. Кочки, находящиеся в этой фазе, составляют 23.3% от общего числа растений изученной ценотической популяции.

В фазе выпуклой кольцевой дерновинки, соответствующей раннему генеративному состоянию пушицы, начинается отмирание наиболее старых монокарпических побегов, что приводит к распаду материнской особи на несколько дочерних. В этот период возникает минеральный бугорок, отделенный от живой части дерновины маломощным слоем отмерших остатков. Накопление органических остатков стимулирует образование корневищ, выносящих зоны кущения на поверхность кочки. В системе ветвления особей все большую роль начинают играть корневищно-розеточные побеги, скрепляющие дернину. Выпуклые кольцевые дерновинки составляют 11.3% всех растений изученной популяции.

В фазу типичной кочки клон пушицы состоит из средневозрастных генеративных особей; доля генеративных побегов достигает максимума; вследствие процессов отмирания усиливается дробление клона на особи; интенсивно нарастает минеральный бугорок под дерновиной, благодаря чему кочка оказывается как бы на пьедестале.

Подножие кочки зарастает водорослями и печеночными мхами. Типичными кочками представлено 17.2% всех растений пушицы в данном фитоценозе.

Фаза старой кочки (14.8% растений ценопопуляции) характеризуется наличием старых генеративных и сенильных особей пушицы. Старые генеративные особи отличаются от средневозрастных генеративных удлиненным циклом развития монокарпических побегов (до 15 и более лет). Сенильные особи переходят в постгенеративное состояние, у них происходит резкое снижение интенсивности ветвления и прироста. Пространственное обособление отдельных особей в пределах кочки увеличивается, удлиненные побеги, скрепляющие кочки, образуются очень редко. Подножие кочки зарастает мхами, и растительная группировка кочки смыкается с окружающей растительностью.

К сожалению, нами не прослежен дальнейший ход деградации кочек до полного отмирания на них пушицы и последующего разрушения и раз-

ТАБЛИЦА 1

Биолого-морфологическая характеристика *Eriophorum vaginatum* в различные фазы формирования кочки в кустарничково-осоково-моховой пушицевой кочкарной тундре

Фаза формирования кочки	Возрастное состояние особей пушицы	Состояние клона	Типы побегов	Число побегов в парциальном кусте	Длительность цикла развития монокарпических побегов (в годах)	Годичный прирост розеточных побегов (в мм)	Высота кочек (в см)	Диаметр кочек (в см)	Мощность слоя неразложившихся органических остатков (в см)	Высота минерального основания кочки (в см)
I. Плоская сплошная дерновинка.	Ювенильные и имматурные.	Единая особь.	Розеточные.	Разделение на парциальные кусты неясно выражено.	?	1.5—2.0	1.0—4.0	2.0—8.5	0	0
II. Выпуклая кольцевая дерновинка.	Молодые генеративные.	Начало распада материнской особи на немногие дочерние.	Корневищно-розеточные и розеточные.	20—30	?	2.0—3.0	2.5—10.0	6.0—15.5	2.5—4.0	2.0—7.0
III. Типичная кочка (плотная пушицевая дерновина заметно приподнята над общим уровнем почвы).	Средневозрастные генеративные.	Большое число тесно сомкнутых особей.	То же.	7—13	7—9	3.0—5.0	8.5—15.0	13.5—29.0	4.5—8.0	4.5—10.5
IV. Старая кочка (сильно нарушенная пушицевая дерновина на поверхности органо-минерального бугорка).	Старые генеративные и сенильные.	Небольшое число разобщенных особей.	Розеточные.	2—5	15 и более	1.0—2.0	14.0—21.0	27.0—40.0	5.0—8.0	8.0—13.0

ТАБЛИЦА 2

Видовой состав и встречаемость растений на кочках

Вид	Плоские сплошные дерновинки	Выпуклые кольцевые дерновинки	Типичные кочки	Старые кочки
	встречаемость (в %) в различные фазы развития кочек			
Кустарники и кустарнички				
Betula nana L.	—	—	6	—
Salix pulchra Cham.	28	25	16	11
S. reptans Rupr.	32	12	14	11
Dryas punctata Juz.	100	100	100	100
Cassiope tetragona (L.) D. Don	—	—	4	—
Salix polaris Wahl.	—	—	2	—
Vaccinium vitis-idaea L. var. *minus* Lodd.	—	—	18	—
Травянистые многолетники				
Arctagrostis latifolia (R. Br.) Griseb.	—	—	10	11
Carex ensifolia Turcz. ex Gorodk. ssp. *arctisibirica* Jurtz.	4	6	32	11
C. stans Drej.	8	31	18	33
Draba pilosa DC.	12	6	—	—
Epilobium sp.	16	—	—	—
Eriophorum angustifolium Honck.	20	50	54	78
Festuca brachyphylla Schult.	—	—	2	—
Juncus biglumis L.	4	—	—	—
Luzula confusa Lindb.	8	6	2	—
L. nivalis Laest.	8	—	16	—
Minuartia arctica (Stev.) Asch. et Graebn.	4	—	—	—
Parrya nudicaulis (L.) Rgl.	12	6	—	—
Pedicularis lapponica L.	4	—	—	—
Poa arctica R. Br.	—	—	2	—
Polygonum viviparum L.	48	87	66	78
Pyrola grandiflora Rad.	—	—	6	—
Ramischia obtusata (Turcz.) Freyn	—	—	2	—
Sagina intermedia Fenzl	8	—	—	—
Saxifraga cernua L.	—	—	2	—
S. hirculus L.	—	6	2	—
Stellaria ciliatosepala Trautv.	—	—	8	11
Зеленые мхи				
Aulacomnium turgidum (Wahlenb.) Schwaegr.	4	31	54	89
Barbula sp.	4	6	—	—
Bartramia ithyphylla Brid.	—	—	2	—
Brachythecium erythrorhizum Br., Sch. et Gmb.	—	—	24	33
B. mildeanum (Schimp.) Milde	—	—	2	—
B. velutinum (Hedw.) Br., Sch. et Gmb.	—	—	—	11
Bryum sp.	36	50	46	33
Campylium sommerfeltii Lindb.	—	43	38	67
C. stellatum (Hedw.) Lange	40	87	64	56
Cirriphylum cirrosum (Schwaegr.) Grout	16	56	60	56
Dicranum angustum Lindb.	—	—	—	11
D. congestum Brid.	—	18	42	67
D. elongatum Schleich.	—	—	18	22
D. spadiceum Zett.	—	—	2	—

Вид	Плоские сплошные дерновинки	Выпуклые кольцевые дерновинки	Типичные кочки	Старые кочки
	встречаемость (в %) в различные фазы развития кочек			
Ditrichum flexicaule (Schleich.) Hampe	24	56	46	44
Drepanocladus intermedius (Lindb.) Warnst.	20	—	2	—
D. uncinatus (Hedw.) Warnst.	—	12	36	22
D. vernicosus (Lindb.) Warnst.	—	25	16	33
Encalypta sp.	4	—	2	—
Eurhynchium pulchellum (Hedw.) Jenings	—	—	4	—
Hylocomium splendens var. *alaskanum* (Lesq. et James) Limpr.	—	36	62	78
Hypnym sp.	24	25	38	33
Meesia uliginosa Hedw.	24	18	8	11
Mnium rugicum Laur.	—	—	12	—
Myurella apiculata (Hub.) Br., Sch. et Gmb.	4	—	—	—
M. julacea (Schwaegr.) Br., Sch. et Gmb.	4	—	4	
Oncophorus wahlenbergii Brid.	—	25	12	22
Orthothecium chryseum (Schwaegr.) Br., Sch. et Gmb.	16	12	6	22
O. rufescens (Brid.) Br., Sch. et Gmb.	—	—	—	11
O. strictum	32	18	14	11
Pohlea sp.	—	—	18	11
Polytrichum alpinum Hedw.	—	—	4	—
P. juniperinum Hedw.	—	—	6	—
P. strictum Sm.	—	—	2	—
Rhytidium rugosum (Hedw.) Kindb.	—	6	4	11
Tomenthypnum nitens (Hedw.) Loeske	16	56	78	100
Печеночные мхи				
Aplozia atrovirens Dum.	8	6	—	—
Arnellia fennica (Gottsche) Lindb.	—	6	6	—
Blepharostoma trichophyllum (L.) Dum.	12	43	30	—
Leiocollea mullerii (Nas.) Jørg.	20	12	—	—
Lophozia excisa (Dicks.) Dum.	—	18	2	11
Orthocaulis kunzeanus (Hub.) Buch.	—	—	2	—
O. quadrilobus (Lindb.) Buch.	—	6	6	11
Peltolepis grandis (Sauter.) H. Mull	4	—	—	—
Plagiochila arctica Bryhn et Kaal.	—	6	2	—
Ptilidium ciliare (L.) Hampe	—	25	54	55
Riccardia pinguis (L.) Gray	24	6	—	—
Scapania simmonsii Bryhn et Kaal.	—	6	4	—
S. gymnostomophilla Kaal.	—	—	4	—
Sphaenolobus cavifolius (Buch. et S. Arn.) Mull.	—	—	2	—
S. minutus (Crantz) Steph.	—	6	10	11
Tritomaria quinquidentata (Huds.) Buch.	—	—	12	11
Лишайники				
Cetraria crispa (Retz.) Nyl.	—	6	30	56
C. cucullata (Bell.) Ach.	—	18	36	44
C. islandica (L.) Ach.	—	—	4	11
Cladonia alpicola (Flot.) Vain	4	—	4	—
Cl. amaurocraea (Flk.) Schaer	—	—	8	11
Cl. chlorophaea (Flk.) Spreng.	16	56	56	56
Cl. ecmocyna Nyl.	—	—	2	—
Cl. pyxidata (L.) Fr.	8	56	44	44
Cl. uncialis (L.) Web.	—	—	2	—
Caloplaca ferruginea (Huds.) Th. Fr.	—	—	2	—

Вид	Плоские сплошные дерновинки	Выпуклые кольцевые дерновинки	Типичные кочки	Старые кочки
	встречаемость (в %) в различные фазы развития кочек			
Dactylina arctica (Hook.) Nyl.	—	—	10	33
Lecanora epibryon Ach.	—	—	2	—
L. verrucosa Ach.	—	—	4	—
Microglaena leucothelia (Hyl.) Arn.	4	—	—	—
Ochrolechia tartarea (L.) Mass.	8	—	—	—
Peltigera aphthosa (L.) Willd.	4	56	42	33
P. canina (L.) Willd.	—	—	4	—
P. erumpens (Tayl.) Lang.	—	6	4	—
P. venosa (L.) Baumg.	—	—	2	—
Psoroma hypnorum (Hoffm.) S. Gray	—	12	16	22
Rhinodina orbata (Ach.) Vain	4	—	—	11
Solorina saccata (L.) Ach.	12	25	6	—
Thamnolia vermicularis (Sw.) Schaer	—	12	10	11

ложения пушицевой дернины. Однако, по нашим наблюдениям, большинство бугорков в тундрах этого типа представляло собой в прошлом кочки пушицы, о чем свидетельствует наличие под моховым покровом остатков отмершей пушицевой дернины, а также характерный почвенный профиль, до самой мерзлоты прокрашенный гумусом.

Обратившись к табл. 1, мы видим, что слой неразложившихся растительных остатков, достигнув определенной мощности, далее почти не увеличивается, тогда как поднятие минерального бугорка под кочками продолжается. Последнее, видимо, свидетельствует о том, что, начиная с определенного момента, высота кочек увеличивается в основном за счет криогенных процессов.

Благодаря повышенному нагреванию кочек, их дренированности, высокому содержанию гумуса, они представляют наиболее благоприятные микроэкотопы в пределах местообитаний с тяжелыми, холодными, сильно увлажненными, неглубоко протаивающими почвами, на которых обычно и формируются кочкарники.

Нами были изучены видовой состав и встречаемость растений, поселяющихся на кочках пушицы (табл. 2). Всего, с этой точки зрения, было изучено 102 кочки пушицы в разных фазах их развития. На них отмечено 28 видов цветковых растений, 36 видов мхов (образцы *Hypnum*, *Bryum* и *Pohlea* определены лишь до рода), 16 видов печеночников и 23 вида лишайников.

Ряд видов и даже систематических групп характерен лишь для определенных фаз развития кочки. Так, кустистые лишайники за редким исключением отсутствуют на молодых кочках (I и II фазы), зато в обилии селятся на зрелых и старых. Лишь для I и отчасти для II фазы характерно присутствие слоевцового печеночника *Riccardia pinguis*. Мох *Hylocomium splendens* var. *alaskanum* поселяется на молодых кочках лишь во II фазе их развития и в обилии встречается на зрелых и старых кочках; так же ведет себя и печеночный мох *Ptilidium ciliare*. Из цветковых растений только на зрелых кочках встречены *Betula nana*, *Salix polaris*, *Vaccinium vitis-idaea* var. *minus*, *Cassiope tetragona*, *Pyrola grandiflora*, *Arctagrostis latifolia* (последняя встречается и на старых кочках).

Ряд видов в большем или меньшем обилии встречается на кочках разного возраста. Это прежде всего виды, селящиеся обычно на слабо разложившихся органических остатках: *Campylium stellatum*, *Cirriphyllum cirrosum*, *Blepharostoma trichophyllum*. На всех этапах формирования кочек

на них нередко встречаются корневищные виды осоковых: *Carex stans*, *C. ensifolia* ssp. *arctisibirica*, *Eriophorum angustifolium*. Наконец, на всех без исключения кочках в значительном обилии встречалась *Dryas punctata*. Об агрессивности этого кустарничка свидетельствуют следующие примеры: в образце № 9 (дерновинка диаметром 7.5 см, высотой 2 см) обнаружено 21 ювенильное растение *D. punctata*, в образце № 11 (диаметр дерновинки 6.5 см) — 11 всходов и ювенильных растений, в образце № 14 (дерновинка диаметром 7.5 см) — 8 ювенильных растений. На старых кочках пушицы покрытие *D. punctata* достигает 30%.

Поскольку *Dryas punctata* поселяется уже на самых ранних этапах развития кочек, максимальный возраст особей этого кустарничка, отпрепарированных из кочек, может дать представление о минимальном возрасте кочек, на которых эти особи росли. Для определения возраста нами всякий раз отбирались самые старые экземпляры кустарничка со стержневым корнем; в сомнительных случаях устанавливался возраст у нескольких особей и из полученных показателей выбирался наибольший. Возраст определялся по числу годичных колец у корневой шейки. Таким образом был определен возраст растений *Dryas punctata*, отпрепарированных из 53 кочек пушицы (табл. 3).

ТАБЛИЦА 3

Возраст особей *Dryas punctata*, произрастающих на кочках *Eriophorum vaginatum* в разные фазы развития кочек

Фаза развития кочки	Возраст особей дриады (в годах)	
	крайние значения	средние значения
Плоская сплошная дерновинка . . .	3—18	7
Выпуклая кольцевая дерновинка . .	15—35	27
Типичная кочка	31—68	46
Стареющая кочка	45—107	64

Косвенным путем мы получили некоторые данные, позволяющие, хотя и приближенно, судить о темпах развития кочки и длительности отдельных фаз ее формирования, а также о продолжительности этапов жизненного цикла самой *Eriophorum vaginatum*. До 20 лет растение пребывает в ювенильном состоянии; генеративный период продолжается примерно 50—55 лет, при этом в возрасте 40—60 лет *E. vaginatum* имеет максимальную продуктивность как вегетативной массы, так и семян. Отдельные кочки с еще живой пушицей могут существовать довольно длительное время — свыше 100 лет.

Отмирание пушицы на старых кочках, помимо ее естественного старения, связано, по-видимому, также с ухудшением условий роста корней вследствие пересыхания верхушек кочек. Корни пушицы обычно не ветвятся, растут вертикально вниз в пересыщенных влагой горизонтах, достигают мерзлоты и даже проникают в нее на некоторую глубину. Отдельные корни имеют длину около 60 см.[1] Вместе с тем они недолговечны; о продолжительности их жизни можно судить по положению живых корней на побеге — они отходят от участков корневища, образовавшихся в прошлом и позапрошлом году; ниже их от корневища отходят уже отмершие корни. Таким образом, корни пушицы влагалищной живут около двух лет. Быстрая смена корней на побегах приводит к тому, что зона корнеобразования в кочке непрерывно перемещается кверху; в связи с этим все более ухудшается снабжение влагой молодых растущих корней.

[1] Сходные с нашими данные о характере размещения корней *E. vaginatum* в тундровых почвах Аляски имеются в работе Блисса (Bliss, 1956).

На основании физиономических отличий И. Д. Богдановская-Гиенэф (1938) выделила 3 формы роста *Eriophorum vaginatum*: погруженные дерновины на верховых торфяниках, цилиндрические кочки в мочажинах верховых болот и полусферические кочки в тундровой зоне. Первая, некочкарная, форма роста обстоятельно описана Н. Г. Солоневич (1956). Нарастание сфагновых мхов в этом случае стимулирует развитие вертикальных и косовертикальных корневищ, вместе с тем нижние части корневищ постоянно погружаются в торф. Цилиндрические кочки образуются в условиях периодического затопления, которое усиливает рост побегов в высоту и до известной степени подавляет их кущение. Полусферические кочки формируются по описанному нами типу: рост кочек происходит за счет укороченных приростов обильно ветвящихся розеточных побегов, корневища же выносят на поверхность нарастающей дерновины новые зоны кущения.

В полосе «классических» кочкарников в лесотундре и южных тундрах северо-востока СССР кочки пушицы принадлежат к типу полусферических (по Богдановской-Гиенэф), но, согласно литературным данным (Крючков, 1968), в отличие от самых северных вариантов кочкарной тундры, они не имеют под пушицевой дерниной минерального бугорка.

Своеобразие растений-кочкообразователей состоит в том, что у них периоды интенсивного удлинения побегов в вертикальном или косовертикальном направлении сменяются периодами укороченных приростов и обильного кущения. Иногда переход к удлиненным приростам стимулируется внешними факторами, например периодическим затоплением (у *Carex caespitosa*, см. Куркин, 1954). У *Eriophorum vaginatum* чередование приростов проявляется в смене корневищной и розеточной фаз роста в цикле развития монокарпического побега. Важнейшей отличительной чертой кочкарной формы роста является также постоянное перемещение зоны кущения кверху (до известного предела, зависящего от возраста или экологических условий), все дальше от поверхности почвы, так что по мере роста кочек значительная часть вновь образующихся корней также оказывается выше уровня почвы.

Для того чтобы уточнить и детализировать наше представление о кочкарной форме роста, было бы полезно обратиться к изучению и других растений-кочкообразователей, в частности *Carex lugens* H. T. Holm, широко распространенной в тундрах северо-востока СССР.

ЛИТЕРАТУРА

Богдановская-Гиенэф И. Д. (1938). Природные условия и оленьи пастбища острова Колгуева. Тр. Н.-и. инст. полярн. землед. животн. и промысл. хоз., сер. Оленеводство, 2. — Васильев В. Н. (1936). Оленьи пастбища Анадырского края. Тр. Арктич. инст., 62. — Городков Б. Н. (1935). Геоботанический и почвенный очерк Пенжинского района Дальневосточного края. Тр. ДВ ФАН СССР, сер. бот., I. — Городков Б. Н. (1944). Тундры Обь-Енисейского водораздела. Сов. бот., 3—5. — Дедов А. А. (1933). Материалы к характеристике кормовой площади Таймырского округа. Сов. оленеводство, 2. — Крючков В. В. (1968). Кочкарные тундры. Бот. журн., 12. — Куркин К. А. (1954). Некоторые биоэкологические особенности осоки дернистой (*Carex caespitosa* L.). Вестн. МГУ, 12. — Матвеева Н. В. (1968). Особенности структуры растительности основных типов тундр в среднем течении р. Пясины (Западный Таймыр). Бот. журн., 11. — Серебряков И. Г. (1947). О ритме сезонного развития растений подмосковных лесов. Вестн. МГУ, 6. — Солоневич Н. Г. (1956). Материалы к эколого-биологической характеристике болотных трав и кустарничков. В сб.: Растительность Крайнего Севера СССР и ее освоение, 2. — Сочава В. Б. (1932). По тундрам бассейна Пенжинской губы. Изв. Гос. геогр. общ., 64, 4—5. — Сочава В. Б. (1934). Растительные ассоциации Анабарской тундры. Бот. журн., 3. — Уошберн А. Л. (1958). Классификация структурных грунтов и обзор теорий их происхождения. В сб.: Мерзлые породы Аляски и Канады. — Юрцев Б. А. (1967). Ботанико-географические исследования на западной и центральной Чукотке в 1964—1966 гг. Бот. журн., 7. — Bliss L. C. (1956). A comparison of plant development in microenvironments of arctic and alpine tundras. Ecol. Monogr., 26. — Churchill E. D. (1955). Phytosociological and environmental characteristics of plant communities in the Umiat region of Alaska. Ecology, 36. — Hanson H. C. (1950). Vegetation and soil profiles in some soli-

'fluction and mound areas in Alaska. Ecology, 4. — Hopkins D. M. a. R. S. Sigafoos. (1954). Role of frost thrusting in the formation of tussocks. Amer. Journ. Sci., 252.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 11 IV 1969).

SUMMARY

The article comprises a description of cottongrass hummocky tundras at the northern limit of their distribution. The structure of hummocks as a particular form of the nano-relief of the tundra is considered in detail in relation to the cryogenous processes and to the specific features of the biology of an important hummock-forming plant, *Eriophorum vaginatum.* The greatest attention is paid to the shoot-formation in this cottongrass since both the hummock structure and the rate of accumulation of organic substance depend on the process of shoot formation. An attempt is made to confront the ontogenetic stages of the cottongrass with the development of the hummocky nano-relief and with the succession of plant aggregations on the cottongrass hummocks. The paper is concluded with a concise formulation of the main characteristic features of the hummocky form of growth.

УДК 551.782.1 : 581.9 (477.8)

Н. Я. Шварева

МИОЦЕНОВАЯ ФЛОРА ПИСТЫНКИ В ПРЕДКАРПАТЬЕ

С 4 рисунками и 3 таблицами рисунков

N. Y. SHVAREVA. THE MIOCENE FLORA OF PISTYNKA (CIS—CARPATHIAN AREA)

Флора Пистынки является одной из наиболее своеобразных в ряду верхнетортонских флор Предкарпатского прогиба — флоры Косова (2 комплекса), Рошнято, Мышина, Вербовца у реки и Вербовца на склоне (см. рис. 1). Она обнаружена в с. Пистынь (в 12 км к северо-западу от г. Косова) в обрыве правого берега р. Пистынки, в 400 м вниз по течению реки от моста по дороге из Косова в Яблонов.

Стратиграфическое положение этой флоры определяется на основании фауны фораминифер и моллюсков. Отложения с флорой датируются, по данным Л. С. Пишвановой, как стратиграфическая зона со Streblus galicianus или ковалевские слои (ранее называвшиеся горизонтом со Streblus beccarii или клокучинскими слоями).

Обнажение мощностью около 150 м при высоте 7—10 м представляет собою, как и в Косове, чередование вертикально стоящих пластов глин и песчаников косовской свиты, залегающих в такой последовательности:

1. Глины серые тонкослоистые с прослоями песчаников, содержат раковины Cerithium . . . . 2 м.

2. Частое чередование глин и песчаников . . . . 12 м.

3. Мощные светло-серые, местами буроватые, слабо сцементированные песчаники (иногда почти пески) с косой слоистостью, чередующиеся с прослоями глин. В этой толще обнаружено несколько прослоев голубовато-серых глин или глинистых песчаников с отпечатками листьев, из которых и произведены сборы; встречаются также обугленные стволы деревьев. В глинистых прослоях много раковин Turitella pythagorica Hilb., Pectunculus pilosus L., Corbula gibba Ol., Streblus glicianus Putrja, Globorotalia tetracamerata Subb., встречающихся выше и ниже прослоев с флорой . . . . 100 м.

4. Глины с прослоями песчаников . . . . 2 м.

5. Туффитовый песчаник светлого желтовато- или голубовато-серого цвета . . . . 0.5 м.

6. Глины слоистые . . . . 1.5 м.

7. Туффиты . . . . 2 м.

8. Мощные песчаники с линзами галечникового конгломерата, кусками обуглившейся древесины и редкими прослоями глин . . . . 1.5 м.

О. Ф. Ткаченко указывает в прослоях глин отпечатки листьев, но сборов там не производилось.

Та часть обнажения, в которой нами обнаружены и собраны отпечатки листьев, является мало доступной, что значительно отразилось на полноте сделанных сборов. Сборы проводились автором при участии С. Г. Думанского и И. М. Федорцова.

В собранной коллекции р. Пистынки имеется 125 отпечатков, среди которых удалось определить 105. Остальные 20 остались неопределенными

из-за плохой сохранности. Большинство отпечатков покрыто черной или буровато-черной углистой пленкой. Отпечатки расположены чаще всего на плоскостях напластования осадков, немногие из них находятся на слегка деформированной поверхности. Многие среди исследованных отпечатков представляют целые листья. Фрагментарность большинства других листьев объясняется повреждением отпечатков во время сборов или препарировки материала. Некоторые отпечатки принадлежат листьям, повре-

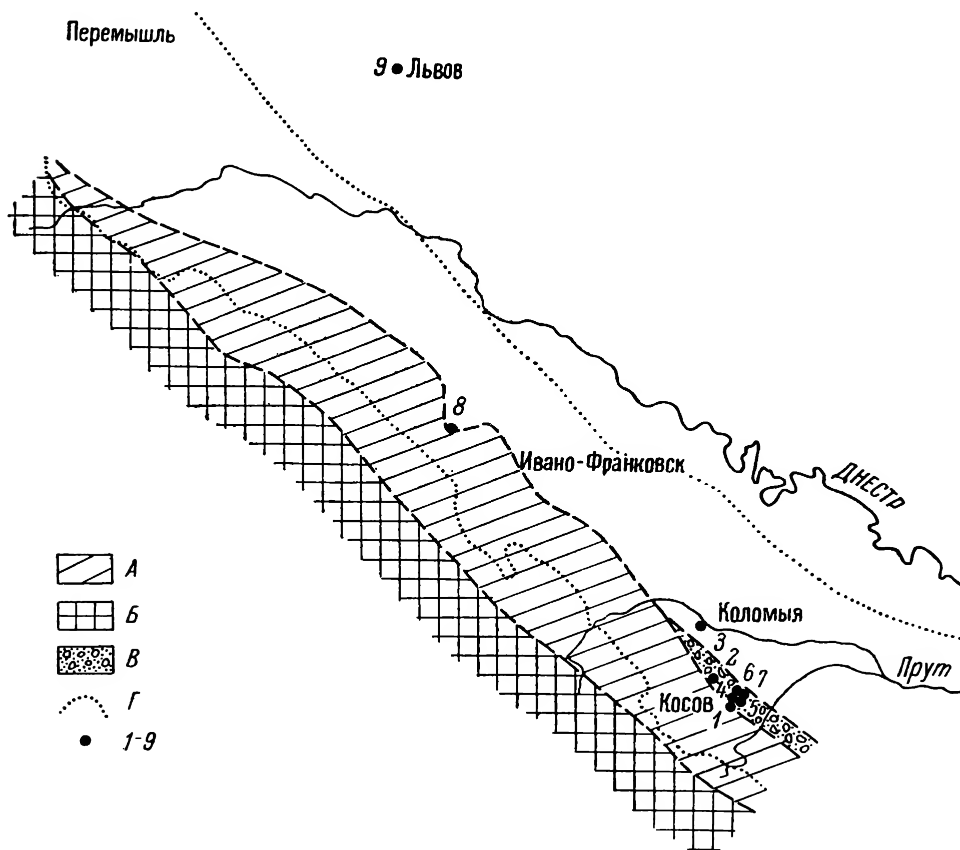


Рис. 1. Схематическая палеогеографическая карта Предкарпатского прогиба на рубеже тортона и сармата (по В. В. Глушко).

А — Предкарпатский прогиб; *Б* — Карпаты; *В* — конгломераты; *Г* — современные контуры прогиба. Местонахождения флоры, указанные в работе: *1* — Косов, *2* — Пистынка; *3* — Мышин; *4*, *5* — Вербовец; *6*, *7* — Новоселица, Джуров; *8* — Рошнято; *9* — гора Кортумова.

жденным до захоронения, а возможно разорванным уже во время седиментации осадков или вследствие микросбросов.

Во время сбора материала было отмечено, что в одних прослоях много отпечатков листьев *Liquidambar* или *Ulmus*, в других обилие *Rhododendron borsecense*, в третьих много *Salix*, а часть прослоев заключала в себе почти все формы.

В результате определения отпечатков установлена принадлежность их 14 видам из 10 семейств — *Gramineae*, *Salicaceae*, *Juglandaceae*, *Betulaceae*, *Ulmaceae*, *Lauraceae*, *Hamamelidaceae*, *Platanaceae*, *Aceraceae*, *Ericaceae* (см. табл. 1).

Характерной особенностью флоры Пистынки является обилие *Rhododendron borsecense* и *Bambusa iljinskiae*, а также присутствие *Cinnamomum polymorphum*, придающих флоре в известной мере экзотический облик. Особенного внимания заслуживает *Rh. borsecense*, найденный здесь впервые на территории СССР, а затем на горе Кортумовой. Его остатки в обнажении были одними из наиболее многочисленных, и только условия залегания пород не позволили сделать более полные сборы и произвести подсчет

ТАБЛИЦА 1

Систематический состав флоры Пистынки

№№ п/п	Вид	Число отпечатков	
		штук	%
1	*Bambusa iljinskiae* Schvareva sp. n.	15	14.2
2	*Salix longa* A. Br.	20	19.0
3	*Pterocarya paradisiaca* (Ung.) Iljinskaja	3	2.8
4	*Carpinus grandis* Ung.	1	0.9
5	*C. neilreichii* Kov.	1	0.9
6	*Ulmus carpinoides* Goepp.	6	5.8
7	*U. longifolia* Ung.	12	11.5
8	*Zelkova ungeri* Kov.	1	0.9
9	*Cinnamomum polymorphum* (A. Br.) Heer	1	0.9
10	*Liquidambar europaea* A. Br.	11	10.7
11	*Platanus aceroides* Goepp.	5	4.7
12	*Acer subcampestre* Goepp.	3	2.8
13	*A. aegopodifolium* Baik.	14	13.4
14	*Rhododendron borsecense* Pop	12	11.4

отпечатков на обнажении. Пистынка является пока единственным местонахождением массовых остатков этого вида. Крупнолистность отпечатков свидетельствует о пышном развитии этого вида в исследуемом районе, а родственные связи с *Rhododendron ungernii*, распространенном ныне только в Аджарии и Лизистане, подтверждают его экзотическую природу. По данным А. А. Колаковского, *Rh. ungernii* является одной из форм вечнозеленого подлеска, характеризующего типичную колхидскую флору и входящего в состав третичного реликтового леса.

Не менее замечательным является новый вид бамбука, сходный по форме, величине и особенностям листьев с рядом современных бамбуков субтропических областей. Многочисленные крупнолистные отпечатки этого вида, встречаемые к тому же в разных обнажениях разреза р. Пистынки, приводят к мысли, что эта форма в тортоне исследуемого района была одной из широко распространенных. Это первая находка бамбука в Предкарпатье.

Cinnamomum, известный в Предкарпатье только из Косова, также представлен остатком крупного листа.

На долю *Rhododendron*, *Cinnamomum* и *Bambusa* приходится в общей сложности около четверти всех отпечатков.

Во флоре Пистынки выделяется еще значительная группа представителей теплоумеренной флоры, характерных для многих ранее изученных одновозрастных флор Предкарпатья: *Liquidambar*, *Platanus*, *Zelkova*, *Pterocarya*. Интересно, что *Liquidambar europaea*, будучи известен из флоры Косова, Вербовца и Рошнято, здесь представлен наиболее крупными листьями и наибольшим числом отпечатков (11.4%). Судя по числу собранных и оставленных в обнажении отпечатков, *L. europaea* был одной из главных лесообразующих пород. Несколько меньшее значение имел *Platanus aceroides* (4.7%). Характерно, что отпечатки его принадлежат крупным листьям, превышающим, как и во флорах Вербовца, размеры листьев в Косове, Мышине и Рошнято. *Zelkova ungeri* и *Pterocarya paradisiaca*, как и все остальные виды флоры Пистынки, имеют такой же облик и размеры листьев, как и в других местонахождениях. Во всех известных флорах Предкарпатья они не только не занимали господствующего положения, но нигде не были встречены в сколько-нибудь заметном количестве. Видимо, в фитоценозах исследуемых тортонских флор они были сопутствующими породами.

ТАБЛИЦА 2

Сравнение флоры Пистынки с другими флорами Предкарпатья

№	Вид	Количество отпечатков							
			другие флоры						
		Пистынка	общий состав	Мышин	Новоселица, Джуров	Косов	Рошнято	Вербовец (у реки)	Вербовец (на склоне)
1	*Cystoseira partschii* Sternb.	—	2	—	—	—	2	—	—
2	*Dryopteris denticulata* Iljinskaja	—	2	2	—	—	—	—	—
3	*Glyptostrobus europaeus* (Brong.) Heer . . .	—	4	—	—	—	—	—	4
4	*Phragmites oeningensis* A. Br.	—	8	1	—	—	5	1	1
5	*Bambusa iljinskiae* Schvareva sp. n.	15	—	—	—	—	—	—	—
6	*Populus melanaria* Heer	—	1	—	—	—	—	1	—
7	*P. latior* A. Br. . . .	—	4	—	—	3	—	1	—
8	*P. balsamoides* Goepp.	—	11	—	—	7	—	3	1
9	*Salix longa* A. Br. . .	20	14	—	—	—	1	—	13
10	*S. angusta* A. Br. . .	—	4	—	—	—	4	—	—
11	*Myrica hakeaefolia* Ett.	—	1	1	—	—	—	—	—
12	*Pterocarya paradisiaca* (Ung.) Iljinskaja . .	3	2	—	—	2	—	—	—
13	*Carya denticulata* (Web.) Iljinskaja	—	3	1	—	—	2	—	—
14	*Carya* sp. (фрагмент)	—	1	—	—	1	—	—	—
15	*Carpinus grandis* Ung.	1	9	—	—	3	—	6	—
16	*C. neilreichii* Kov. . .	1	5	—	3	1	1	—	—
17	*C. vindobonensis* Berger	—	1	—	—	1	—	—	—
18	*C. zabuschi* Berger . . .	—	1	—	—	1	—	—	—
19	*Betula prisca* Ett. . . .	—	1	1	—	—	—	—	—
20	*Fagus herthae* (Ung.) Iljinskaja	—	73	10	—	61	2	—	—
21	*Castanea atavia* Ung. .	—	100	—	—	—	—	—	100
22	*Quercus mediterranea* Ung.	—	1	1	—	—	—	—	—
23	*Ulmus carpinoides* Goepp.	6	14	1	—	—	1	—	13
24	*U. longifolia* Ung. . .	12	5	1	—	2	1	—	1
25	*U. braunii* Heer . . .	—	3	—	—	2	1	—	—
26	*Ulmus* sp.	—	4	1	—	3	—	—	—
27	*Zelkova ungeri* Kov. .	1	8	4	—	4	—	—	—
28	*Cinnamomum polymorphum* (A. Br.) Heer . . .	1	16	—	—	16	—	—	—
29	*Parrotia pristina* (Ett.) Stur	—	64	3	1	34	—	26	—
30	*Liquidambar europaea* A. Br.	11	16	—	—	5	—	—	11
31	*Platanus aceroides* Goepp.	5	31	1	—	3	1	4	22
32	*Malus* sp. cf. *prunifolia* (Willd.) Borkh. . . .	—	1	—	—	—	—	1	—
33	*Rosa petraschkevitcshii* Iljinskaja	—	4	—	—	1	2	1	—
34	*Rubus cf. suberectus* Anders	—	2	—	—	—	1	1	—
35	*Acer integerrimum* (Viv.) Massal.	—	2	—	—	—	2	—	—
36	*A. subcampestre* Goepp.	3	9	—	—	8	1	—	—
37	*A. aegopodifolium* (Goepp.) Baik.	14	65	1	—	1	—	46	17
38	*A. trilobatum* (Sternb.) A. Br.	—	1	—	—	—	1	—	—
39	*A.* cf. *integrilobum* Weber p. p.	—	1	—	—	—	1	—	—
40	*Acer* sp. *fructus* . .	—	5	—	—	1	—	4	—
41	*Rhamnus colubrinoides* Ett.	—	3	—	—	—	—	—	3

№	Вид	Количество отпечатков							
			другие флоры						
		Пистынка	общий состав	Мышин	Новосслица, Джуров	Косов	Рошнято	Вербовец (у реки)	Вербовец (на склоне)
42	*Vitis teutonica* A. Br.	—	5	—	—	1	—	—	4
43	*Cornus studeri* Heer	—	1	1	—	—	—	—	—
44	*Rhododendron borsecense* Pop	12	—	—	—	—	—	—	—
45	*Epigaea baikovskiae* Iljinskaja	—	1	—	—	—	1	—	—
46	*Ligustrum jatskoi* Jakubovskaja	—	1	—	—	—	1	—	—
	Формы, не поддавшиеся определению	—	26	10	4	12	—	—	—
	Всего отпечатков	105	536	40	8	173	31	95	190
	Число видов в местонахождениях	14	42	15	2	21	19	12	12

Вероятно, более умеренный, чем предыдущие виды, *Acer aegopodifolium* был также, судя по обилию отпечатков в данной флоре (13.3%) и в двух флорах Вербовца, в числе основных лесообразующих пород и, видимо, имел сплошной ареал в тортоне Предкарпатья.

Из группы более умеренных форм только *Salix* и *Ulmus longifolia* выделяются обилием, остальные же виды флоры Пистынки — *Carpinus*, *Ulmus carpinoides*, *Acer subcampestre* — встречены в значительно меньшем количестве.

Своеобразие систематического состава флоры Пистынки хорошо выявляется при сравнении с другими флорами Предкарпатья (см. табл. 2), отражающими главным образом растительность склонов горных областей. Только флора Вербовца (на склоне), богатая формами долинного леса, обнаруживает с флорой Пистынки относительно большое сходство. В этих двух флорах отсутствуют *Parrotia pristina* и *Fagus herthae*, характерные для всех остальных флор, и обильно представлены *Salix*, *Platanus*, *Liquidambar*. Однако флора Пистынки, будучи сходной с экологически однотипной флорой Вербовца (на склоне) по участию *Liquidambar*, *Platanus*, *Ulmus*, *Salix* и *Acer aegopodifolium*, характеризуется обилием *Bambusa iljinskiae* и *Rhododendron borsecense* и присутствием *Cinnamomum polymorphum*, которые не обнаружены во флоре Вербовца, а в последней встречены отсутствующие в Пистынке *Glyptostrobus europaeus* и *Vitis teutonica* (не говоря уже о *Castanea atavia* и *Rhamnus colubrinoides*, остатки которых мы считаем принесенными с ближайших склонов).

Заметно бóльшая крупнолистность большинства исследованных форм Пистынки свидетельствует о существовании локальных особо благоприятных экологических условий.

Флора Пистынки свидетельствует о существовании в верхнем тортоне Предкарпатья особого варианта долинного леса; хотя лесообразующими породами здесь, как и в Вербовце, являлись *Platanus* и *Liquidambar*, но был развит обильный подлесок из экзотических растений *Rhododendron* и *Bambusa* и, вероятно, также в подлеске находился *Cinnamomum*.

Результаты спорово-пыльцевого анализа флоры Пистынки, проведенного автором, близки к результатам анализа одновозрастных отложений Предкарпатья. Из отложений Пистынки выделены такие формы: *Selaginella*, *Lycopodium*, *Cyathea*, *Polypodium*, *Abies*, *Tsuga*, *Picea*, *Cedrus*, *Pinus*, *Myrica* и *Myricaceae*, *Juglans*, *Carya*, *Corylus*, *Betula*, *Alnus*, *Fagus*, *Castanea*, *Tilia*, *Acer*.

Систематический состав пыльцы и спор из Пистынки значительно отличается от состава флоры Пистынки, выявленной по отпечаткам листьев; это является следствием различной способности к переносу у пыльцы и листьев, а также большого различия в количестве пыльцы, продуцируемой голосеменными и сережкоцветными, с одной стороны, и другими покрытосеменными, с другой. Однако представители сем. *Juglandaceae*, *Betulaceae* и род *Acer* выявлены и по пыльце и по листьям. Вместе с тем *Bambusa*, *Zelkova*, *Cinnamomum*, *Liquidambar*, *Platanus* и *Rhododendron*, установленные по отпечаткам листьев, пыльцевым анализом не обнаружены. Не исключено, что спорово-пыльцевые комплексы содержат часть форм, принадлежавших изученному типу леса.

Учитывая все указанные обстоятельства, можно считать, что материалы спорово-пыльцевого анализа дополняют данные о составе флоры Пистынки плауновыми (*Selaginella*, *Lycopodium*), папоротниками (*Cyathea*, *Polypodium*), таксодиевыми (*Taxodiaceae*) и покрытосеменными (*Alnus*, *Betula*, *Corylus*, а, возможно, также *Tilia* и *Juglans*).

Поскольку флора Пистынки содержит растительные группировки долинных лесов, можно полагать, что в нее входили представители сем. *Taxodiaceae*, а с ближайших склонов была принесена пыльца *Ginkgo* и *Podocarpus*; бесспорно здесь же произрастали *Alnus*, *Betula*, *Corylus* (возможно, *Tilia* и *Juglans*), а на бортах долины *Fagus* и *Castanea*. В состав травяного покрова входили *Selaginella*, *Lycopodium*, *Cyathea* и *Polypodium*. Пыльца *Pinus*, вероятно, была принесена с гор; видимо, там же произрастали *Abies*, *Tsuga*, *Picea* и *Cedrus*.

Флора Пистынки представляет типичную тургайскую флору с сохранившимися в ней реликтами полтавской флоры. Из всех флор Предкарпатья она заключает наибольшее число реликтов полтавской флоры. Это может быть объяснено своеобразием рельефа — широким развитием речных долин в горной стране тогда уже поднявшихся Карпат. Естественно допустить, что существование долин способствовало сохранению таких форм, как *Cinnamomum*, *Rhododendron*, *Bambusa* и *Cyathea*, создавая режим постоянной и повышенной влажности воздуха и почвы их местообитаний (подобный микроклимату современных местообитаний *Hymenophyllum* на Кавказе).

За исключением *Bambusa* и *Rhododendron*, все виды флоры Пистынки известны из других местонахождений Предкарпатья. Систематические данные по этим видам опубликованы ранее (Ильинская и Шварева, 1961; Шварева, 1962, 1963, 1965а). В этой работе даны описания *Bambusa* и *Rhododendron*, остальные же определения документируются изображениями (табл. I, II, III, рис. 2).

Bambusa iljinskiae Schvareva sp. n.

Табл. I, *1*, *1a*

1965 «*Phormium*» affine, Н. Я. Шварева, Сопоставление флоры нижнего сармата с флорами верхнего тортона окрестностей г. Львова и Предкарпатья : 952.

Д и а г н о з. Листья 25—30 см длины и 5.5 см ширины, овально-продолговатые, постепенно сужающиеся в клиновидное или округлоклиновидное основание. Главная жилка хорошо выражена, тонкая. Вторичных жилок 8—10 пар. Между ними проходит 6—10 пар более тонких жилок.

От *Bambusa lugdunensis* Sap. et. Marion (Saporta et Marion, 1876) отличается овально-продолговатой формой (в противоположность линейным листьям этого вида) и размерами (в 4—5 раз крупнее).

Т и п в и д а: отпечаток 89а из Пистынки.

И с с л е д о в а н н ы е э к з е м п л я р ы: 89—95.

В коллекции Пистынки имеется 15 отпечатков *Bambusa*, принадлежащих овально-продолговатым крупным листьям около 25—30 см длины и 5—5.5 см ширины в самой широкой части листа, совпадающей с его

серединой. Длина отпечатков 10—20 см, ширина 4.5—5.5 см. Кончик и основание сохранились не полностью. Судя по сохранившейся части отпечатков, лист постепенно сужался к верхушке и основанию. Основание скорее всего клиновидное, а у некоторых листьев округлоклиновидное,

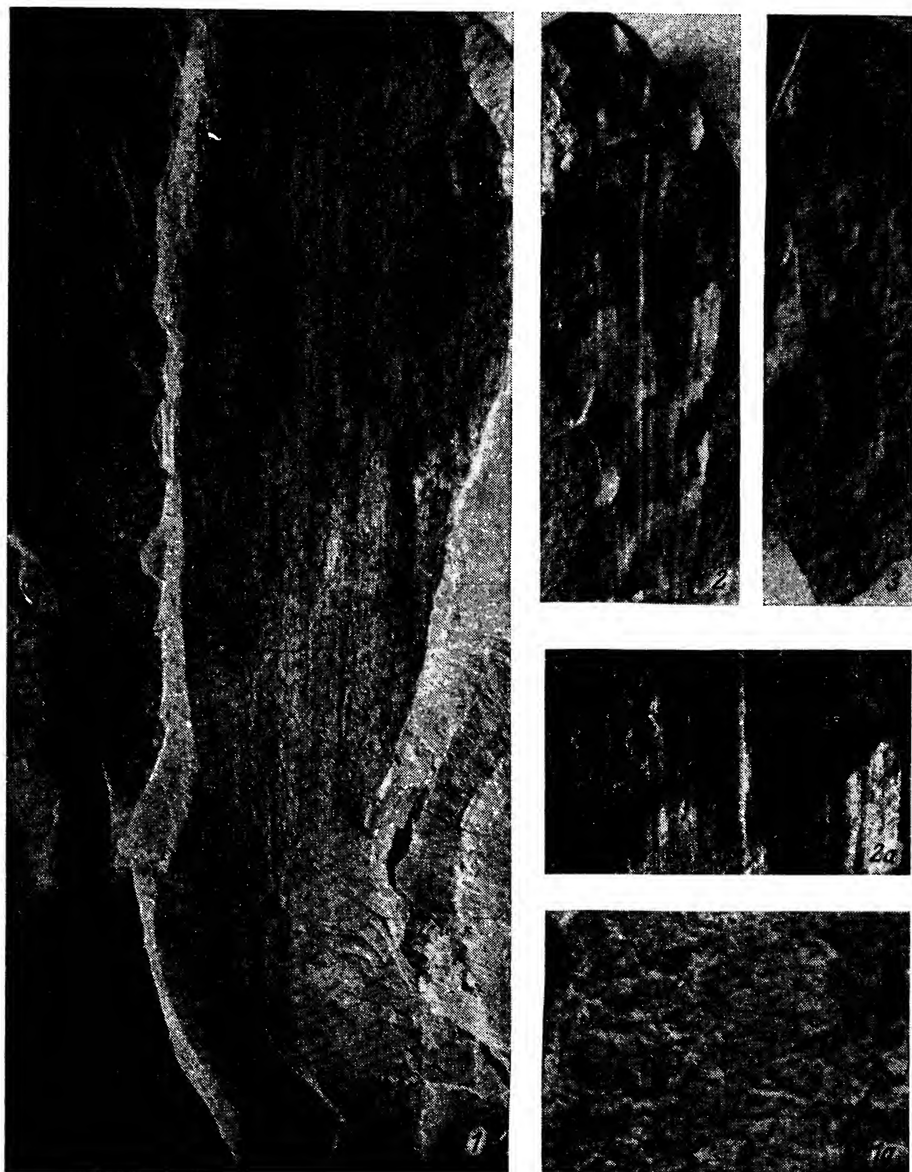


Таблица I

1, 1a — *Bambusa iljinskiae* Schvareva, Пистынка, отп. 89а: *1* — отпечатки трех листьев, из них наиболее полный правый — тип вида; *1a* — фрагмент левого нижнего отпечатка (увел. 3); *2, 2a, 3* — *Phormium affine* Vel., Вржович у Лауни, оригиналы к работе Веленовского (Velenovsky, 1882, t. II, fig. 15, Vršovič), отп. 910, 911: *2* — отп. 910 (Velenovsky, t. II, fig. 15); *2a* — фрагмент (увел. 3); *3* — отп. 911.

о чем можно судить по направлению вторичных жилок на отпечатках 89б и 89в. Главная жилка хорошо выражена, тонкая. Вторичных жилок 8—10 пар и 6—10 более тонких в интервалах между ними. Часть отпечатков имеет четкие, хорошо выраженные жилки, другая — менее четкие, тонкие. По аналогии с современными видами можно полагать, что они отражают нижнюю и верхнюю поверхности листа.

Исследованные отпечатки первоначально были отнесены нами к «*Phormium*» *affine* (Velenovsky, 1882) из Вржович (Vršovič). Учитывая то, что систематическая принадлежность к *Phormium* маловероятна, отпечатки

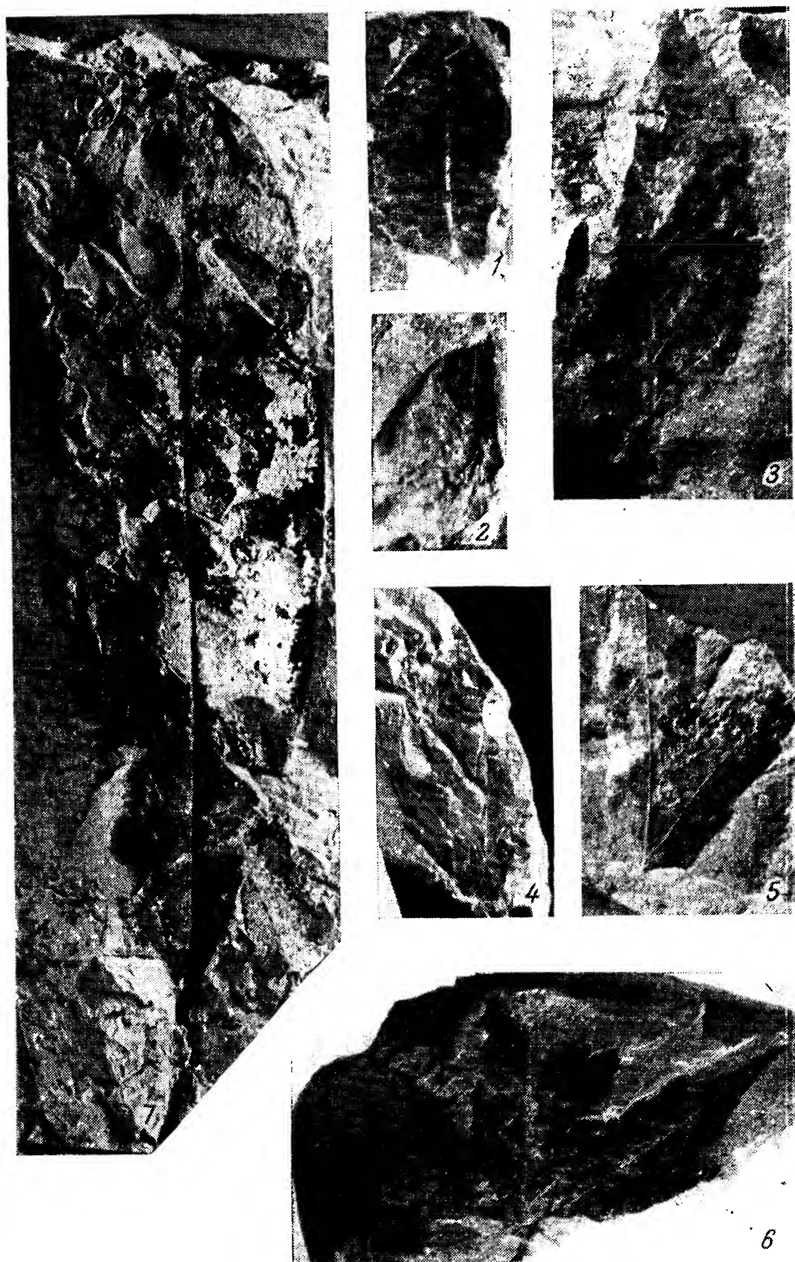


Таблица II

Отпечатки из Пистынки.

1 — *Pterocarya paradisiaca* (Schlecht.) Iljinskaja, отп. 25; *2* — *Carpinus neilreichii* Kov., отп. 45а; *3* — *C. grandis* Ung., отп. 45б; *4*, *5* — *Acer aegopodifolium* Baik., отп. 37, 35; *6* — *A. subcampestre* Goepp. отп. 42; *7* — *Rhododendron borsecense* Pop, отп. 1b.

из Пистынки определены нами под названием «*Phormium*» affine (Шварева, 1965б). При этом сравнение производилось с изображениями этого вида, приведенными в работе Веленовского (Velenovsky, 1882 : 20, t. II, fig. 13—15). Дальнейшая работа над отпечатками «*Phormium*» привела к мысли,

что отпечатки из Вржович принадлежат скорее всего мечевидным листьям и этим отличаются от овально-продолговатых листьев из Пистынки. Фотоснимки отпечатков этого вида, хранившихся в Пражском национальном

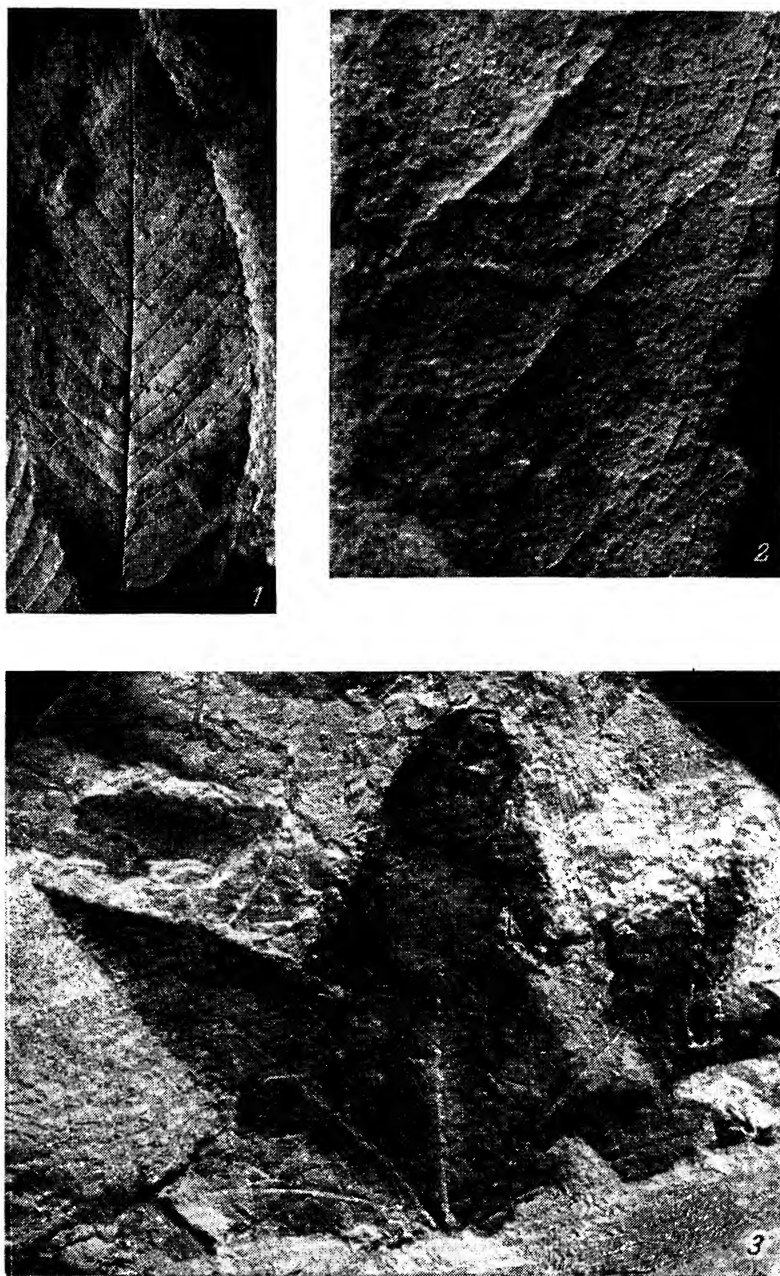


Таблица III

Отпечатки из Пистынки.

1 — *Ulmus longifolia* Ung., отп. 88; *2* — *Rhododendron borszcense* Pop, фрагмент отп. 3 (увел. 3), полностью отпечаток изображен на рис. 2а; *3* — *Liquidambar europaea* A. Braun, отп. 10.

музее (Narodni Muzeum v Praze), были любезно присланы по нашей просьбе доктором Францишком Голи (Františék Holy), за что мы выражаем ему глубокую признательность. Эти фотоснимки подтвердили мнение о том, что отпечатки из Пистынки и Вржович имеют разную систематическую

принадлежность. Последние, помимо формы (табл. I, *2*, *3*), отличаются также соотношением длины и ширины (они значительно у́же) и имеют несколько иное жилкование (жилки крупнее и не сильно различаются

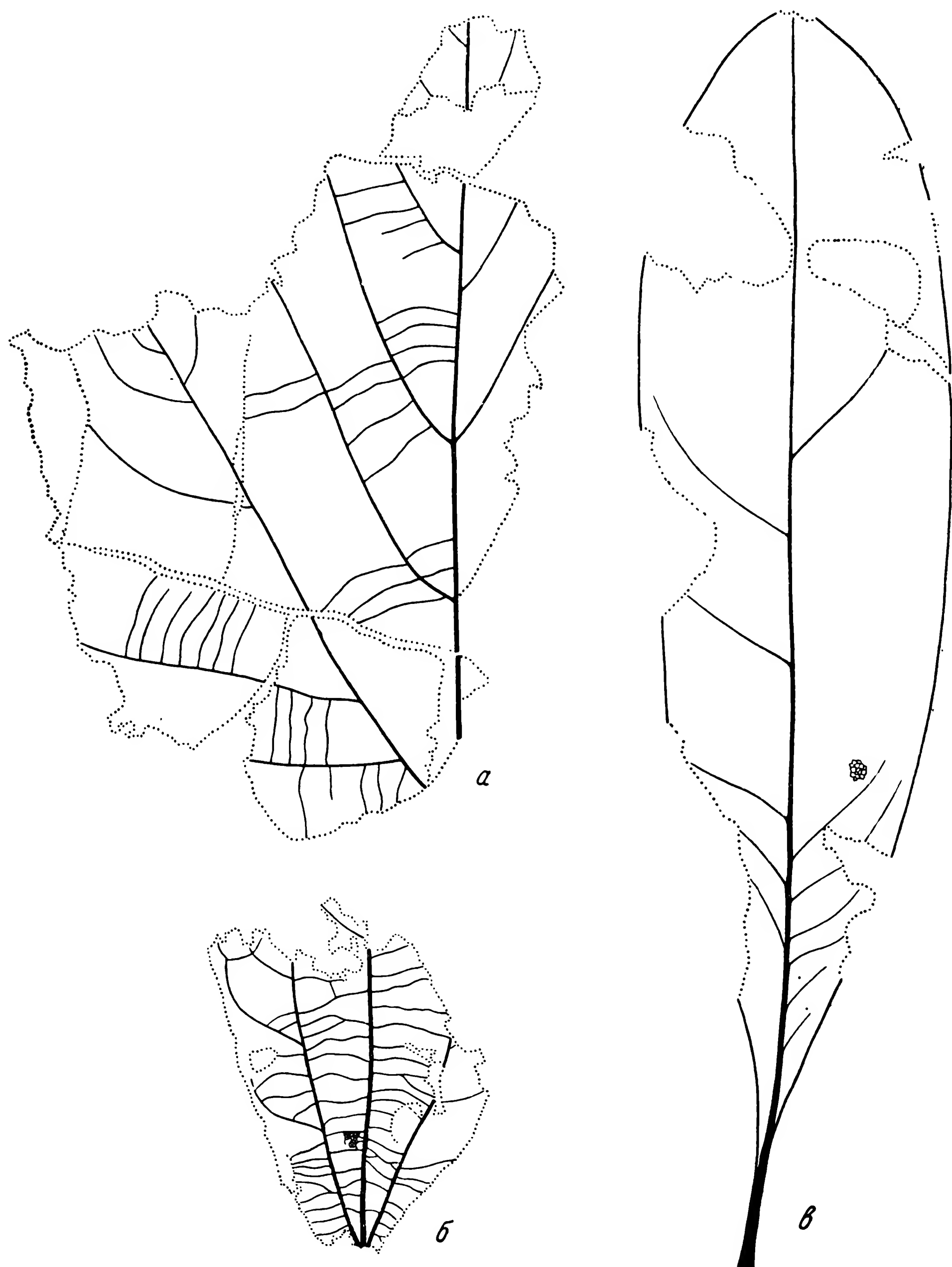


Рис. 2.

а — *Platanus aceroides.* Goepp., отп. 22; *б* — *Cinnamomum polymorphum* (A. Br.) Heer, отп. 82; *в* — *Rhododendron borsecense* Pop, отп. 1.

между собой по толщине); все это не дает основания относить отпечатки из Пистынки и Вржович к одному виду.

В литературе отпечатки однодольных листьев примерно такой ширины известны только из Венгрии (Andreanszky, 1959). Они описаны как *Phoenicites*. Однако фрагментарность этих отпечатков не дает представления о форме листа; неизвестен также характер их жилкования из-за плохо воспроизведенных (на отпечатках) жилок; это исключает возможность

их идентификации с листьями из Пистынки. Возможно, что эти остатки действительно принадлежат пальмам, но исследованные нами отпечатки к пальмам безусловно не относятся.

Листья *Phragmites* отличаются от исследованных мечевидной формой, меньшими размерами и меньшим числом жилок. От близких по величине листьев *Arundo* листья из Пистынки отличаются овально-продолговатой формой (у *Arundo* они мечевидные), тонкой главной жилкой и бо́льшим

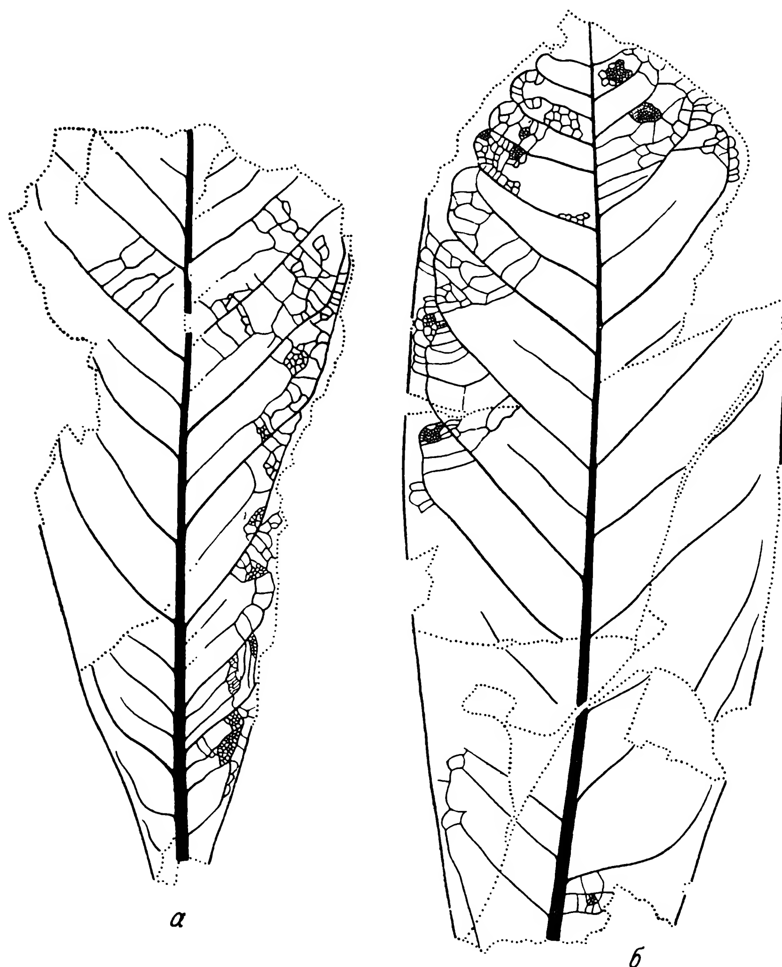


Рис. 3. *Rhododendron borsecense* Pop.

а — отп. 3, его фрагмент, увеличенный в 3 раза, дан на табл. III, *2*; *б* — отп. 2.

числом вторичных жилок. От *Sasa* и *Pseudosasa* с близкими по размерам и овально-продолговатой форме листьями отпечатки из Пистынки отличаются отсутствием четких поперечных жилок. От *Arundinaria* они отличаются овально-продолговатой формой.

Сравнение с гербарным материалом Ботанического института АН СССР (БИН) по роду *Bambusa* показало сходство исследуемых листьев с несколькими видами бамбука, а по особенностям жилкования с большинством его видов, что подтверждает их систематическую принадлежность к этому роду. Таким образом, пользуясь методом исключения, мы пришли к выводу, что отпечатки из Пистынки принадлежат *Bambusa*.

По овально-продолговатой форме и крупным размерам листьев к нашим отпечаткам ближе всего *Bambusa latifolia* Rupr. (№ 1469, Karwinsky, Inter Mexicanum, 1841—1842); к нему также близки *B. tulda* Toxb., *B. matake* Sieb. (из Юго-Восточной Азии) и *Guadna tagora* Kunth (из Ю. Америки), хотя у каждого из этих видов имеются свои отличия; так

у *B. latifolia* наряду с широкими овально-продолговатыми листьями имеются линейные листья и листья меньших размеров, у *B. tulda* листья



Рис. 4. *Rhododendron borsecense* Pop.

а — отп. 1*а*; *б* — отп. 1*г*.

немного у́же исследуемых, у *B. matake* и *Guadna tagora* четко выражены поперечные жилки. Однако сходства в основном больше, чем отличия; не исключено наличие других видов, близких к нашему.

Rhododendron borsecense Pop

Табл. II, *7;* табл. III, *2;* рис. 2, *в*, 3, *а*, *б*, 4, *а*, *б*

1936 *Rhododendron borsecense* Pop, Die pliozäne Flora von Borsec : 167, t. XXI, fig. 1.

Тип вида: отпечаток листа, описанный Попом (Pop, 1936) из плиоцена Борсек (Borsec).

Исследованные экземпляры: 1а—е, 3, 4, 5, 6, 7а.

Перечисленные отпечатки принадлежат крупным, видимо, кожистым листьям. Длина их от 16 до 20 см (возможно до 25 см, исключая один лист 10 см длины); ширина 4.2—8 см. По форме листа их можно разделить примерно на три группы: листья обратноланцетные, постепенно суживающиеся, начиная от верхней трети листа, в узкоклиновидное основание, низбегающее по черешку (рис. 4, *а*); листья обратноланцетные, заметно сужающиеся к основанию от нижней трети листа (рис. 2, *в*); листья продолговато-обратнояйцевидные, более широкие, чем остальные (рис. 4, *б*). Наибольшая ширина приходится на верхнюю половину. Основание узкоклиновидное (рис. 2, *в*, 4, *а*). Кончик листа ни на одном отпечатке не сохранился, однако по сохранившейся части верхушки можно судить, что она была у одних листьев слегка островатая (рис. 2, *в*), у других тупая, округлая (рис. 4, *б*). Край цельный. Главная жилка сильная, толстая, к верхушке постепенно сужающаяся; у одних отпечатков она больше 2—3 мм толщины (рис. 4, *а*, *б*), переходящая в толстый черешок, или главная жилка также сильная, но немного тоньше — 1—1.5 мм толщины (рис. 2, *б*). По-видимому, в первом случае отпечаток соответствует нижней, а во втором — верхней поверхности листа. Вторичные жилки отходят под углом 40—70° к главной, они изогнуты и, доходя до края листа, петлеобразно соединяются между собой. На большинстве отпечатков (особенно на рис. 2 и 3) хорошо сохранились вторичные и третичные жилки. Последние образуют многогранные продолговатые ячейки, заключающие в себе сеточку жилок следующего порядка (рис. 3, *а*, *б*; табл. III, *2*).

Э. Поп указал на близость *Rh. borsecense* к современному *Rh. ungernii* Trautv. Сравнение исследованных ископаемых остатков с экземплярами *Rh. ungernii*, имеющимися в гербарии БИНа, подтвердило это сходство. Более того, исследованные отпечатки *Rh. borsecense* отражают такие же вариации листьев, как и *Rh. ungernii*, почти абсолютно совпадая как по форме и величине, так и по вторичному и третичному жилкованию.

Rh. ungernii распространен в СССР — на Кавказе (Аджария), вне СССР — в Турции (Лизистан), где произрастает в лесах на склонах гор на высоте 700—1700 м над ур. м.

Геологическое распространение: *Rh. borsecense* был известен только из плиоцена г. Борсек в Румынии; имеется в верхнетортонских отложениях г. Кортумовой в окрестностях Львова. Пистынка является его третьим по счету местонахождением и единственным, где вид представлен обильно.

Автор выражает искреннюю благодарность И. А. Ильинской за помощь и консультацию при работе над описанным материалом.

ЛИТЕРАТУРА

Ильинская И. А. и Н. Я. Шварева (1961). Миоценовая флора Косова в Предкарпатье. Палеонт. сборн. Львовск. геолог. общ., 1, 1. — Колаковский А. А. (1961). Растительный мир Колхиды. — Пишванова Л. С. (1966). Унифицированная схема стратиграфии миоцена УССР. Палеонт. сборн. Львовск. геолог. общ., 3, 3. — Шварьоева Н. Я. (1962). Верхньотортонська флора Вербівця у Прикарпатті. Укр. бот. журн., 3. — Шварева Н. Я. (1963). Миоценовая флора окрестностей с. Рошнято в Предкарпатском прогибе. Тр. Укр. н.-и. геологоразвед. инст., VI. — Шварева Н. Я. (1965а). Новые данные о флоре Вербовца в Предкарпатье. Палеонт. сборн. Львовск. геолог. общ., 2, 2. — Шварева Н. Я. (1965б). Сопоставление флоры нижнего сармата с флорами верхнего тортона окрестностей г. Львова и Предкарпатья. ДАН СССР, 163, 4. — Andreanszky G. (1959). Sarmatische Flora von Ungarn. — Heer (1956). Flora tertiaria Helvetiae, II. — Pop E. (1936). Die pliozäne Flora von Borsec. — Saporta G. et A. F. Marion. (1876). Rechershes sur les Végétaux fossiles de Meximieux. Extr. Arch. Mus. Hist. Nat. Lyon, 1. — Velenovsky (1882). Die Flora aus den ausgebrannten tetrtiären Letten von Vršovič bei Laun. Abhandl. Königl. Böhm. Geselsch. Wissensch., VI, II.

Украинский научно-исследовательский геологоразведочный институт, г. Львов.

(Получено 20 I 1967).

SUMMARY

The flora of Pistynka (near the town Kolomyia) comprises 14 forms (see the text and Table 1). It is the eighth investigated flora of the Upper Tortonian of the Cis-Carpathian Area (see fig. 1) and differs from the previously studied floras by the abundance of *Rhododendron borsecense* Pop, *Bambusa iljinskiae* sp. nov. and probably represents a peculiar valley forest.

УДК 581.3 : 58 (234.854)

СООБЩЕНИЯ

В. Н. Голубев

ИЗМЕНЕНИЕ РИТМА РАЗВИТИЯ И МОРФОГЕНЕЗА СОЛНЦЕЦВЕТА СТЕВЕНА *HELIANTHEMUM STEVENII* RUPR. В РАЗНЫХ ВЫСОТНОРАСТИТЕЛЬНЫХ ПОЯСАХ КРЫМСКИХ ГОР

С 1 рисунком

V. N. GOLUBEV. THE DIFFERENCES IN THE RHYTHM OF DEVELOPMENT AND MORPHOGENESIS IN *HELIANTHEMUM STEVENI* Rupr. IN DIFFERENT ALTITUDINAL-VEGETATIONAL BELTS OF THE CRIMEAN MOUNTAINS

Факты изменения ритма развития и структуры растений в зависимости от высоты над уровнем моря известны давно. Особенно ясно проявляется связь с высотой в ритме цветения: чем выше в горах произрастает один и тот же вид, тем позднее он зацветает. На основании исследований И. Г. Серебрякова (1949) можно предполагать, что сдвиги в ритме цветения как-то связаны с определенными преобразованиями структуры побегов. Однако конкретных данных, раскрывающих эту зависимость, в литературе немного.

Наши наблюдения проводились над солнцецветом Стевена *Helianthemum steveni* Rupr. в двух высотнорастительных поясах: в поясе можжевелового леса на Южном берегу (заповедная можжевеловая роща «Мартьян» Никитского ботанического сада — на высоте около 170 м над ур. м. — см. Малеев, 1933) и в петрофитной степи (см. Рубцов, 1964) Никитской яйлы — на высоте 1425 м.

Средние сроки цветения солнцецвета Стевена за период 1965—1968 гг. в разных высотнорастительных поясах Крымских гор

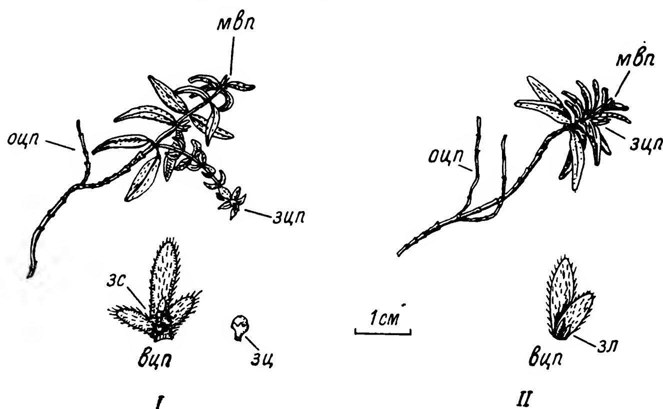
Местообитание	Цветение	
	начало	конец
Можжевеловый лес на мысе «Мартьян» . .	12 IV	5 VI
Петрофитная степь на Никитской яйле	24 VI	7 VIII

Солнцецвет Стевена является эндемом Крыма (Рубцов, 1959) и представляет собой вечнозеленый моноподиальный полукустарничек (Голубев, 1968). На эродированных площадях яйлы он образует характерную группу ассоциаций. Данные о ритме цветения в указанных биотопах приводятся в таблице

Как видно из таблицы, разница в сроках цветения достигает двух месяцев. Столь значительные расхождения обусловлены различиями в морфологической структуре побегов. У особей, произрастающих в поясе можжевелового леса, к концу лета и осенью генеративные побеги сформированы полностью, включая вегетативную сферу, зачаточные соцветия и цветки. В условиях же яйлы, в петрофитной степи, осенью закладывается

только часть вегетативной сферы генеративного побега, а зачаточные соцветия и цветки полностью отсутствуют (см. рисунок). Этим и объясняется резкое смещение сроков цветения на яйле. Особенности цветения и структуры солнцецвета в двух стациях отмечены во все четыре года наблюдений и могут считаться устойчивыми.

Описанное явление как будто бы противоречит установленной закономерности, согласно которой в ряду зональных типов растительности,



Helianthemum steveni Rupr. (25 IX 1968).

I — пояс можжевелового леса на мысе «Мартьян», около 170 м высоты над ур. м.; *II* — петрофитная степь Никитской яйлы на высоте 1425 м; *мвп* — моноподиальный вегетативный побег; *оцп* — отмерший остаток цветоносного побега прошлого года; *зцп* — зачаточный цветоносный побег (зацветающий в следующем году); *вцп* — верхушка зачаточного цветоносного побега (увеличено); *зс* — зачаточное соцветие; *зц* — зачаточный цветок; *зл* — зачаточные листья.

расположенных в направлении сокращения длины вегетационного периода, прогрессивно возрастает количество видов с заложенными с осени (в почках возобновления) зачаточными соцветиями и цветками (Серебряков, 1964). Здесь, конечно, речь идет о видах, приспособительная структура которых вырабатывалась в местных условиях. Поэтому весьма вероятно, что биоморфологическая структура солнцецвета Стевена сформировалась не в условиях яйлы, а скорее всего на Южном берегу, в нижнем поясе. Яйла же является для него территорией с крайними условиями существования, ставшей доступной для обильного произрастания в самое последнее время под влиянием пастьбы скота, вызвавшей деградацию коренных типов растительности. Большинство петрофитных степей на яйле с господством солнцецвета Стевена следует считать степями вторичного происхождения.

ЛИТЕРАТУРА

Голубев В. Н. (1968). О морфогенезе моноподиальных полукустарничков крымской яйлы. Бюлл. МОИП, отд. биолог., 73, 4. — Малеев В. П. (1933). Можжевеловый лес на мысе Мартьян в Южном Крыму. Бот. журн. СССР, 18, 6. — Рубцов Н. И. (1959). Краткий обзор эндемов флоры Крыма. Тр. Гос. Никитск. бот. сада, 29. — Рубцов Н. И. (1964). Растительный покров Крыма. В кн.: Ресурсы поверхностных вод СССР, 6, 4. — Серебряков И. Г. (1949). Структура и ритм в жизни цветковых растений. Бюлл. МОИП, отд. биолог., 54, 1. — Серебряков И. Г. (1964). Сравнительный анализ некоторых признаков ритма сезонного развития растений различных ботанико-географических зон СССР. Бюлл. МОИП, отд. биолог., 69, 5.

Никитский ботанический сад,
г. Ялта.

(Получено 19 II 1969).

УДК 019.941 : 002.01 : 519.24 : 581.9

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

В. И. Василевич. Статистические методы в геоботанике. М.—Л. Изд. «Наука», 1969 : 1—231.

B. M. MIRKIN (A REVIEW). V. I. VASILEVICH. STATISTICAL METHODS IN GEOBOTANY

Два совещания по применению количественных методов для анализа структуры фитоценозов, прошедшие в Москве (в 1967 г.) и в Тарту (в 1969 г.), показали, что «кривая интереса» геоботаников к математической статистике резко пошла вверх. Это можно рассматривать как проявление общей тенденции перерастания описательных наук в точные, которая в геоботанике нашла идеальные условия для реализации. Методы статистики особенно перспективны при анализе стохастически-детерминированных систем, к числу которых относятся и фитоценозы. Однако процесс перерастания геоботаники в точную науку сложный и длительный. Сегодня наряду со сравнительно небольшим числом специалистов, свободно владеющих арсеналом методов статистики, в геоботанике немало исследователей, которые только начинают работу в этой области, сталкиваясь с трудностями и при выборе метода, и при оценке полученных результатов. Это дало основание в резолюциях нескольких совещаний подчеркнуть необходимость усиления математической подготовки геоботаников. Учитывая сложность проведения специальных семинаров, на которые могут приехать специалисты из разных городов, нужно сделать реалистический вывод о том, что основным средством усиления математической подготовки будет самообразование, т. е. индивидуальное или групповое изучение геоботаниками методической литературы.

Методическая литература этого плана представлена преимущественно статьями, которые напечатаны в малодоступных иностранных периодических изданиях. Потребность в специальных сводках по геоботанике до некоторой степени была удовлетворена переводом монографии П. Грейг-Смита «Количественная экология растений» (1967). Однако, несмотря на обещание в известной мере популярного изложения (которое автор дал во введении), эта работа сложна для восприятия начинающих ознакомление с методами статистики. Оригинальный труд Грейг-Смита рассчитан на исследователей, которые уже приобрели известный опыт статистического анализа фитоценозов.

Монография В. И. Василевича — вторая сводка о методах математической статистики в фитоценологии. Ее автор уже известен широким кругам геоботаников: серия статей, предшествовавшая выходу монографии, во многом определила крутизну упомянутой «кривой интереса» и выдвинула Василевича в число лидеров статистического направления отечественной геоботаники. Хорошо зная подготовку основного круга потребителей книги, автор постарался сделать ее по возможности популярной. В этом несомненное достоинство монографии, которое обеспечит ей широкий круг читателей.

Количество вопросов, обсуждаемых автором в книге, достаточно велико, и потому одно из условий облегчения их усвоения читателем — верный, логически обоснованный порядок основных разделов. В этом плане автору можно сделать замечание. Главы «Признаки растительных сообществ» и «Сравнительный анализ методов описания растительности» помещены после обсуждения закономерностей распределения видов и анализа корреляций. Видимо, прежде чем говорить, *как изучать*, логичнее рассмотреть, *что изучать*. Серия глав, прямо и косвенно касающихся проблем ординации и классификации, также расположена не лучшим образом. Вначале рассмотрены коэффициенты сходства, затем методы выделения однородных групп, гомогенитет растительности, анализ растительных континуумов и уже потом — границы фитоценозов. Видимо, исходя из последовательности работы геоботаника с объектом, лучше рассмотреть вначале границы фитоценозов, потом коэффициенты сходства как инструмент ординации и классификации. Далее уместно описать технику ординации и только в конце — методы выделения однородных групп (классификацию). В этом отношении монография П. Грейг-Смита дает пример более стройного и последовательного изложения методов.

Перейдем к критическому анализу основных глав монографии. В главе «Методы выборочного исследования» автор излагает технику получения выборок, причем подчер-

кивает возможность в ряде случаев заменить случайную выборку регулярной и даже пропорциональной. Два последних метода сбора исходного материала в поле проще для практического выполнения. Далее, во второй главе, автор останавливается на основных характеристиках, получаемых при обработке выборочной совокупности, и дает некоторые элементарные способы расчета этих показателей.

Третья глава является одной из самых больших по объему и, пожалуй, наиболее сложной для восприятия. Неоднородность растительного покрова — одна из самых интимных сторон его структуры. Эмпирическая основа выделения микрогруппировок в известной степени подорвала интерес к изучению территориальных единиц рангом ниже фитоценоза; количественные методы приближают геоботаника к возможности выявить эти единицы, проанализировать их устойчивость, факторы формирования и т. д. Глава включает полный критический обзор основных типов теоретических распределений, показывает методы сравнения теоретических и эмпирических распределений. Автор рассматривает роль размера площадки при изучении характера распределения вида по площади фитоценоза и иерархию неоднородностей распределения вида. Дается биоморфологическая и фитоценотическая интерпретация этих закономерностей. Обсуждая вопрос о контагиозных распределениях, В. И. Василевич формулирует оригинальное положение о ложноконтагиозном распределении, связанное с завышением частоты нулевого класса. Понятие «отрицательной встречаемости» — это глубокое и ценное положение для теории геоботаники, которое, видимо, найдет применение и при некоторых других аспектах использования биометрии.

Понятие *корреляции* обсуждается в четвертой главе. Автор вводит читателя в понимание проблемы, используя довольно простые случаи эмпирических линий регрессии; далее он рассматривает коэффициент корреляции и корреляционное отношение и основное внимание уделяет сопряженности, т. е. корреляциям, рассчитываемым альтернативно по данным четырехпольной таблицы. Возможности этих показателей иногда ставятся под сомнение. Так, например, А. А. Уранов (1968) считает более перспективным построение эмпирических линий регрессии с последующим описанием их дифференциальным уравнением. Однако сложность растительного покрова столь велика, что при первом приближении, которое используют сейчас геоботаники, альтернативные показатели, видимо, еще далеко не исчерпали своей возможности. Регрессию целесообразно изучать лишь у ограниченного числа пар наиболее обильных видов, а качественная сопряженность с ее однозначностью ответа и легкостью восприятия корреляционных матриц, позволяет установить зависимости между всеми интересующими геоботаника видами, если их встречаемость достигает того порога, когда связи становятся достоверными.

Оригинальными материалами автор иллюстрирует разделы о парциальных сопряженностях, о влиянии размера площадки на величину показателя связи. Ценным представляется его положение о фитоценотическом диапазоне выборки, хотя в том смысле, в каком употребил этот термин автор, лучше говорить об эколого-фитоценотическом диапазоне. Факторный анализ и, в особенности, анализ главных компонент рассмотрены слишком конспективно.

Главы о признаках растительных сообществ и методах их описания, как указывалось, помещены с некоторым «опозданием». Но это не вредит их качеству, и здесь читатель найдет сводку методов описания растительных сообществ. В особенности удались автору страницы, где дается сравнительная оценка возможностей традиционного метода площадок и экспериментальных бесплощадочных методов (различные варианты учета с измерением расстояний между растениями, точечного метода, метода линейного пересечения). Трезво оценивая современное состояние вопроса, Василевич склоняется к бóльшим возможностям площадочных методов.

Уже упомянутые «ординационно-классификационные» главы (5, 6, 7, 8, 9) содержат очень обширный обзор методов, иллюстрируемых многочисленными примерами. Об известном отступлении автора от требований логики при определении последовательности глав мы уже говорили, потому коснемся лишь содержания этого раздела книги.

В. И. Василевич очень хорошо разъясняет принципиальную разницу между показателями сходства фитоценозов, расстоянием между фитоценозами и коэффициентами корреляции, измеряющими связь между площадками. Характерно, что ввергнув читателя в пучину крайне усложненных показателей, автор в заключение говорит, что примерно одинаковые результаты могут быть получены и с применением элементарных показателей, подобных коэффициенту Сьёренсена. Кстати, вышедшая уже после сдачи в печать рецензируемой книги работа Т. Э.-А. Фрея (Frey, 1966) дает возможность оценивать достоверность этого популярного у геоботаников показателя сходства, что делает его еще более удобным для исследователя.

Среди методов выделения однородных групп Василевич рассматривает способы группировки по расстояниям и по сопряженностям между видами. Его предположения о возможности использования групп сопряженных видов для выявления единиц в объеме ассоциации Браун-Бланке уже подтвердились (Миркин, 1969).

Нельзя не согласиться с автором, когда он критикует метод дендрита, излишне упрощающий отношение между отдельными объектами; но сравнивая ординацию по расстояниям (или по сходству, что, вообще-то, одно и то же) и по коррелирующим группам видов, Василевич, с нашей точки зрения, упускает из вида одно существенное обстоятельство, которое должно в значительной мере уменьшить возможность ординации и классификации по всем признакам фитоценоза. Дело в том, что в условиях интенсивного использования растительности человеком, исходная адекватность структуры фитоценоза признакам экотопа нарушается. Выделяемые скопления могут утратить эколо-

гическую природу, что снизит их ценность для теории и практики. Мало возможностей использовать ординацию по сходству и при классификации растительности, подверженной разногодичным и сезонным колебаниям. Роль устойчивых видов будет снивелирована флуктуационными волнами развития, и разные состояния одного фитоценоза станут членами разных скоплений. В этом отношении метод межвидовых сопряженностей дает значительно больший простор для выбора наиболее информативных устойчивых признаков.

Рассматривая гомогенитет ассоциации и отдельных фитоценозов, автор подчеркивает разницу понятия *однородность* для фитоценоза и ассоциации. Отождествление этих понятий, которое допускается некоторыми геоботаниками, ведет к выделению бесчисленного количества ассоциаций, что обесценивает основную единицу при классификации фитоценозов.

Явление континуума растительного покрова в настоящее время получает все более широкое распространение и признание непрерывности, служит своего рода методологией современной геоботаники. Пожалуй, никто еще так четко и лаконично не разъяснил непрерывной природы растительности, как Василевич. Он пишет, что отсутствие границ между фитоценозами связано: а) со специфичностью экологии каждого вида; б) с неспецифичностью их воздействия на среду.

Защищая индивидуалистическую концепцию, автор полемизирует с Б. А. Быковым (1966), считающим признание континуума «падением» геоботаники. Вполне резонно звучит ироническая фраза, обращенная к сторонникам дискретного понимания растительного покрова: «До каких высот мы поднимемся, если будем закрывать глаза на существование переходных сообществ между ассоциациями и переходных участков между фитоценозами?» (стр. 202).

Книга завершается заключением, где Василевич ставит целый ряд проблем развития количественных методов в геоботанике, подчеркивая, что первым условием успеха методов должно стать *четкое определение основных понятий*, в трактовке которых до сих пор царит разнобой. Учитывая специфику объекта, Василевич подчеркивает необходимость разработки *специальных математических приемов* и говорит об *алгебре фитоценозов* и *биоценометрии*. Эта же мысль, кстати, звучала и у Фрея (1969).

Закрывая книгу В. И. Василевича, большинство читателей испытывает удовлетворение, и даже новичок в методах количественного анализа почувствует себя не столь потерянным в дремучем лесу многоэтажных формул, которые наводнили страницы геоботанических изданий. Взяв на себя сложную и почетную задачу пионера, автор справился с ней по меньшей мере хорошо и те неувязки, о которых говорилось в рецензии, практически были неизбежны.

Учитывая возможность (и желательность) переиздания книги, хочется высказать автору еще одно пожелание. Он хорошо видит сложность объекта и сознает, что подавляющее большинство методов, используемых за рубежом и в нашей стране — несовершенно. Поэтому, избрав стиль корректного комментирования, Василевич всячески избегает односложных суждений. Это право автора и не может вызывать возражений, хотя порой ждешь от книги и более конкретных советов в выборе метода. Несколько огорчает другое. По двум самым узловым вопросам методики — способам получения репрезентативных выборок в больших районах и размерам пробной площади — автор вообще не дает совета, предоставляя читателю инициативу в поиске метода и практически выбивая из под его ног почву. Разумеется, читатели, многие из которых занимаются характеристикой растительности достаточно крупных регионов, будут вынуждены решать эту задачу сами. Однако это им будет сделать не легче, чем Василевичу, который представляет и трудности получения выборки в большом регионе, и условия, которым должна удовлетворять выборка.

Следует помнить, что наряду с дальнейшим поиском новых объективных количественных методик, в настоящее время, хотим мы этого или нет, нельзя обойтись без компромиссной трансформации уже существующих методов и временных предварительных рекомендаций. И сейчас ведутся обследования лесов или пастбищ, и никто не согласится ждать, пока будет разработана абсолютно корректная методика получения выборок.

В целом же монография В. И. Василевича — ценнейшая книга, которую ждал читатель. Она окажет самое благотворное влияние на развитие советской геоботаники и будет способствовать повышению ее авторитета за рубежом.

ЛИТЕРАТУРА

Быков Б. А. (1966). Проблема эдификаторов растительного покрова. Бот. журн., 9. — Грейг-Смит П. (1967). Количественная экология растений. — Миркин Б. М. (1969). О возможности интерпретации межвидовых сопряженностей для целей построения эколого-морфологических классификаций фитоценозов. В кн.: Количественные методы анализа растительности. — Уранов А. А. (1968). К вопросу о сопряженности растений в фитоценозе. В кн.: Вопросы морфогенеза цветковых растений и строения их популяций. — Фрей Т. Э.-А. (1969). Биоценометрия — отрасль науки, нуждающаяся в определении. В кн.: Количественные методы анализа растительности.— Frey T. Э.-А. (1966). On the significance of Czekanowski's index of similarity. Zastosowania matematyki, IX, 1.

Б. М. Миркин.

Башкирский государственный университет, г. Уфа.

(Получено 19 VI 1969).

УДК 019.941 : 002.01 (0.18)581.9+631.4 : 528.9 : 581.526.42 (494)

Vegetations- und bodenkündliche Methoden der forstlichen Standortskartierung. Ergebnisse eines internationalen Methodenvergleichs im Schweizer Mittelland. Herausgegeben von H. Ellenberg. Veröffentl. geobot. Inst. der Eidg. Techn. Hochschule, Stiftung Rübel in Zürich, H. 39. Zürich, 1967, 298 s. (**Методы геоботанического и почвенного картирования лесных местообитаний**. Результаты международного сравнения методов исследования, проведенного в Средней Швейцарии. Под редакцией Г. Элленберга, 1967).

S. A. G R I B O V A (A REVIEW). VEGETATIONS- UND BODENKÜNDLICHE METHODEN DER FORSTLICHEN STANDORTSKARTIERUNG. ERGEBNISSE EINES INTERNATIONALEN METHODENVERGLEICHS IM SCHWEIZER MITTELLAND, (1967)

Книга является отчетом о работах по сопоставлению различных методов картирования растительности, проведенных группой ученых, представителей нескольких западноевропейских геоботанических школ (И. Браун-Бланке, Э. Айхингера, Э. Шмида).

Вопросы теории и методики геоботанической картографии в книге специально не обсуждаются. Картографический метод в значительной мере использован как технический прием, который позволил в наиболее доступной и легко сопоставимой форме дать сравнительный анализ и критически оценить различные системы классификации растительности с точки зрения их практической значимости для лесоводства (в частности, для изучения условий местообитаний, выявления их биологического потенциала и т. д.).

Несмотря на отсутствие в работе специальных методических разработок, она представляет большой интерес для теории и методики геоботанической картографии и геоботаники в целом.

Опыт составления серии карт растительности для одной территории, выполненных с учетом различных принципов классификации, в геоботанической картографии невелик (подобные серии карт создавались П. Данзеро, А. Кюхлером), но весьма перспективен. Он дает материал для объективных сопоставлений и оценок, в частности в отношении принципов классификации как теоретической основы геоботанического картографирования. С этой точки зрения мы и будем рассматривать рецензируемую книгу.

Сравнительный анализ методов картирования растительности осуществлен по инициативе В. Н. Сукачева Международным союзом лесных опытных и научно-исследовательских учреждений (Internationale Union forstlicher Versuchs- und Forschungsanstalt).

Полевая съемка проведена в 1961—1963 гг. в м. 1 : 10 000 на ключевом участке площадью около 500 га в Средней Швейцарии.

Рецензируемая книга включает четыре статьи, содержащие тексты расширенных легенд к картам и обсуждение некоторых принципов классификации, на основе которых проведено картирование (принципов флористической классификации И. Браун-Бланке, динамической — Э. Айхингера, ареал-географической — Э. Шмида и ландшафтного подхода, представляющего комбинированный метод). Кроме того, в книге имеется заключение комиссии экспертов. В приложении помещены 5 карт и таблицы.

Картированию растительности, проведенному на основе флористической классификации, посвящена статья Г.-К. Френера (H.-K. Frehner). Принципы этой классификации, методы сбора и обработки материала хорошо известны, вероятно, поэтому они в статье не обсуждаются. Статья представляет собой текст расширенной легенды карты. Каждому из 20 закартированных подразделений дана краткая фитоценотическая характеристика. Таксономический ранг картируемых категорий растительности соответствует ассоциации или ее варианту. Согласно принципам флористической классификации на карте получила отражение восстановленная растительность.

Нам представляется мало удачным принцип показа восстановленной растительности на территории, растительный покров которой значительно нарушен и видоизменен под влиянием хозяйственной деятельности человека, как это имеет место в данном случае. Легенда карты, построенная на основе флористической классификации, не отражает современного состояния растительного покрова и носит чрезмерно гипотетический характер.

Геоботаническому картированию, осуществлявшемуся на основе классификации Э. Айхингера, посвящена его статья (карта составлена Г. Боссе-Мартин — H. Bosse-Martin). Основное внимание здесь уделяется показу динамики растительности антропогенного происхождения. В качестве картируемых единиц выступают динамические типы (Waldenentwicklungstyp). К одному динамическому типу относятся все растительные сообщества, которые имеют близкие физиономические, флористические и фитоценотические признаки, приурочены к сходным условиям местообитания и находятся на одинаковой стадии антропогенного развития (например, Luzula—Vaccinium—Oxalis-тип, Rubus—Asperula-тип и т. д.). Каждый динамический тип образует одну из стадий определенного сукцессионного ряда.

Динамический тип представляет собой низшую таксономическую единицу в системе Айхингера, высшей является сукцессионная серия растительности. При выделении таксономических единиц разных рангов в известной степени учитываются различ-

ные критерии (флористический, физиономический, экологический), но преимущественное значение придается динамическому. Выделение единиц производится с помощью групп дифференциальных видов, выполняющих роль генетических и экологических индикаторов.

В статье Айхингера дано достаточно подробное описание динамического состояния картируемых единиц, установлены их сукцессионные отношения, место в рядах развития, приводится краткая экологическая и фитоценотическая характеристика. К сожалению, легенда самой карты лишена всех тех сведений, которые имеются в тексте.

Картируемые подразделения сгруппированы в пять экологических групп, соответствующих пяти типам местообитаний: леса склонов с сухими почвами; леса склонов со свежими почвами; леса плато с почвами, в прошлом подвергавшимися сельскохозяйственному использованию (в верхних горизонтах сухими, в нижних — с переменным увлажнением) и т. д. Сукцессионные отношения между динамическими типами и место последних в рядах развития в легенде не показаны. Фитоценотическая и флористическая характеристики картируемых категорий в легенде также даны неполно, прежде всего из-за отсутствия сведений о составе древесного яруса. Номенклатура динамических типов строится с учетом группы дифференциальных видов нижних ярусов, не принимая во внимание данных о древостое. Таким образом, легенда карты, выполненная на основе принципов динамической классификации, не отражает тех сведений, которые необходимы для характеристики картируемых подразделений растительности. Это свидетельствует, на наш взгляд, о том, что динамическая классификация Айхингера мало пригодна для использования ее в качестве основы для целей геоботанической картографии.

Обсуждению принципов ареал-географической классификации Э. Шмида посвящена статья А. Саксера (A. Saxer). В ареал-географической системе Шмида на всех ступенях классификации преимущественное значение имеют критерии ареалогического анализа флоры. Высшие классификационные единицы (пояса, зоны — Vegetationsgürtel) устанавливаются на основе общности типов ареалов видов, составляющих сообщества. Растительность закартированной территории отнесена к поясу буково-белопихтовых лесов, к его европейско-переднеазиатскому участку (Молассний округ предгорий Альп). В рамках крупных подразделений (поясов, зон) выделение единиц низших рангов производится с учетом их приуроченности к различным условиям местообитания. Самые низшие таксономические единицы ареал-географической классификации, именуемые Э. Шмидом «фитоценозами», различаются по процентному соотношению флористических элементов и жизненных форм растительных сообществ. В отношении древесных растений используются также морфометрические данные (сведения о высоте, диаметре, возрасте и т. д.). В соответствии с принципами ареал-географической системы все закартированные на ключевом участке «фитоценозы» относятся к группе Fagetum silvaticae. В легенде они различаются между собой лишь приуроченностью к различным условиям местообитания; дифференцированно показаны «фитоценозы» на Вюрмской морене, кислых деградированных почвах, известковых почвах, инсолируемых склонах и т. д. Выделяются региональные «фитоценозы» (близкие к зональным в понимании советских авторов) и локальные (аналогичные эдафическим вариантам, по нашим представлениям).

Легенда, построенная на основе ареал-географических принципов, как своим содержанием, так и структурой, подчеркивает общие ботанико-географические связи растительного покрова, но не вскрывает его местные фитоценотические и флористические особенности, свойственные картируемой территории. Последнее же более существенно для легенд детальных карт. В выделении и номенклатуре единиц разных рангов наблюдается смешение принципов типологии растительности и ботанико-географического районирования.

Комбинированный метод картирования (E. Eberhardt, D. Kopp, H. Passarge) основан на ландшафтных принципах. Он предусматривает детальное изучение различных элементов ландшафта (растительности, почв, геоморфологии) и составление серии карт. Программа геоботанических исследований включает сбор сведений о современном состоянии растительности, ее истории, антропогенной динамике, а также о росте и производительности насаждений.

При комбинированном методе картирования геоботаническая карта является обязательной в серии других карт; она выполняет важную роль при диагностике биологического потенциала лесных местообитаний и составлении оценочной карты групп типов местообитаний, но самостоятельного значения не имеет. Карта растительности составляется на основе методов и принципов Браун-Бланке.

Основной в серии карт, создаваемых при картировании комбинированным методом, является карта форм (типов) местообитаний (Standortsformenkarte). Картируемые единицы — типы местообитаний (Standortsformentyp) выделяются главным образом по признакам почвенного покрова (по различиям в систематических признаках, во влажности, содержании гумуса и т. д.); в качестве дополнительных используются косвенные микроклиматические данные, обусловленные положением выдела в рельефе (склоны инсолируемые, неинсолируемые и т. п.).

На основе карты типов местообитаний и геоботанической карты разрабатывается обобщенная карта прикладного назначения; картируемыми единицами являются группы форм местообитаний (Standortsformengruppe). При объединении типов местообитаний в группы преимущественное значение авторы придают однотипности биологического потенциала местообитаний; как его индикатор рассматривается растительность (жизненность и производительность деревьев, запасы древесины в насаждениях и т. п.). Путем

табличного анализа всех данных устанавливаются индикаторные признаки растительности, выделяются группы индикаторных видов типа и группы типов местообитаний.

Кроме выделения систематических единиц (форм и групп форм местообитаний), производится анализ их пространственного сочетания (как говорят авторы статьи — географическое упорядочение единиц), однако на картах территориальные категории отражения не получают.

Ландшафтный принцип при комбинированном методе картирования, на наш взгляд, не получил своего последовательного воплощения; картируемые единицы выделяются на основе небольшого числа признаков, преимущественно почвенных. Сведения о других компонентах среды в основном получены косвенным путем и использованы в качестве дополнительных. Геоботаническая карта имеет подчиненное, второстепенное значение.

В заключении комиссии экспертов, в которую входили представители Швеции, Швейцарии и ФРГ, дана сравнительная оценка рассмотренных методов картирования с точки зрения их практической значимости для лесоводства и экономической эффективности. Наиболее пригодным для лесоводственной практики, хотя и самым трудоемким, признан комбинированный метод. Из ботанических методов картирования, выполненных на основе трех различных принципов классификации растительности (флористической, динамической и ареал-географической), практическим задачам, по мнению экспертов, более других отвечает метод, основанный на флористической концепции Браун-Бланке.

При оценке трех классификационных систем (флористической, динамической, ареал-географической) как научной основы геоботанических карт, следует обратить внимание на их односторонность. Легенды карт, разработанные на основе классификаций, каждая из которых учитывает лишь один из признаков растительных сообществ (флористический состав, динамику, географию), раскрывают лишь некоторые из его существенных особенностей. Карты, составленные с учетом упомянутых классификаций, дополняют друг друга.

С сожалением приходится отметить, что в интересном опыте международного сотрудничества ученых не приняли участие представители советской геоботанической школы.

С. А. Грибова.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 14 V 1969).

ХРОНИКА

УДК (100)006.3 (18).0001.2 : 581.43 : 631.573

МЕЖДУНАРОДНЫЙ СИМПОЗИУМ «МЕТОДЫ ИЗУЧЕНИЯ ПРОДУКТИВНОСТИ КОРНЕВЫХ СИСТЕМ И ОРГАНИЗМОВ РИЗОСФЕРЫ» (28 АВГУСТА—12 СЕНТЯБРЯ 1968 г.)[1]

V. M. SVESHNIKOVA. AN INTERNATIONAL SYMPOSIUM DEVOTED TO THE METHODS OF STUDYING THE PRODUCTIVITY OF ROOT SYSTEMS AND OF THE ORGANISMS INHABITING THE RHIZOSPHERE (AUGUST 28—SEPTEMBER 12 1968)

Международный симпозиум по методам изучения продуктивности корневых систем и организмов ризосферы был организован Советским Национальным комитетом по Международной биологической программе.

В работе Симпозиума участвовали научные работники Ботанического института АН СССР и Института морфологии животных АН СССР, Лаборатории лесоведения АН СССР, Института экспериментальной ботаники БССР, Института ботаники АН Таджикской ССР, Института пустынь АН Туркменской ССР, Московского, Ленинградского и Ашхабадского университетов, Московской сельскохозяйственной академии им. Тимирязева, Почвенного института (Москва) и Почвенного музея им. Докучаева (Ленинград), Всесоюзного института защиты растений, Ленинградского сельскохозяйственного института, отдела общей радиобиологии и генетики Института медицинской радиобиологии Академии медицинских наук СССР, отделов микробиологии Академии наук Узбекской ССР и БССР, Никитского ботанического сада и Крымского педагогического института, ученые Англии, Венгрии, ГДР, Италии, Канады, Кении, США, ФРГ, Финляндии, Чехословакии, Югославии, Японии.

Работа Симпозиума протекала в трех городах Советского Союза: 28 VIII—2 IX в Москве, 3 IX—5 IX в Ленинграде, 6 IX—11 IX в Душанбе (включая экскурсии по Таджикистану), 12 IX снова в Москве. Были заслушаны 44 доклада. Основное содержание их опубликовано в трудах Симпозиума.

В своем выступлении председатель оргкомитета В. А. Ковда раскрыл основные задачи совещания.

Прочитанные доклады по направлению исследований составляют несколько разделов. Центральное место принадлежит сообщениям о методике исследования подземных органов растений. Значительное внимание уделено количественным данным о запасах органического вещества в подземной сфере сообществ и морфолого-анатомическим особенностям корневых систем растений. Интересными были доклады о сезонной периодичности развития и формирования корней. Совершенно новое направление представляют методы изучения распределения корней по локализации в них изотопов. Важен новый подход к исследованию подземной части растений, как местообитанию разнообразных ризосферных организмов. В работе Симпозиума нашла отражение и такая проблема, как классификация корневых систем.

Методика исследования подземных органов растений

У. С. Роджерс и **Г. К. Хэд** (W. S. Rogers a. G. K. Head — Англия) сделали доклад о своих исследованиях развития и продолжительности жизни молодых корней плодовых деревьев в подземной лаборатории, где наблюдения ведутся через стеклянные панели. Ими регистрировалось и изучалось воздействие внешних факторов (изменение

[1] Материалы Симпозиума опубликованы в сборнике «Методы изучения продуктивности корневых систем и организмов ризосферы» (Изд. «Наука», Ленинград, 1968). Этот сборник издан также на английском языке («Methods of productivity studies in root systems and rhizosphere». Internationale Symposium USSR. August 28— September 12 Publish. House «Nauka», Leningrad, 1968).

температуры и влажности почвы) на скорость роста корневых волосков и утолщения корневых окончаний, а также изменение поверхности корней в связи с опробковением. Данные получены путем замедленного фотографирования. Этот метод дает также возможность наблюдать виды почвенной фауны на корнях и регистрировать их активность. Для детальных исследований в такой подземной лаборатории требуются стереоскопический микроскоп, киносъемочные камеры, приборы, регулирующие температуру и влажность воздуха и др.

С. Д. Ричардсон (S. D. Richardson — Англия) доложил об изучении роста корней в контролируемой среде. Им описаны способы и устройства для изучения периодичности роста корней и раздельного контроля среды обитания корней и побегов при изучении их взаимодействия. Приведены данные, показывающие более или менее непосредственное влияние интенсивности фотосинтеза на скорость роста корней; обнаружены видовые физиологические различия в характере конкуренции за углерод между корнями и побегами. Раздельный контроль температуры среды корней и надземных частей растений осветил процессы перемещения углерода при развитии корней. Найдены различия в скорости и продолжительности роста корней разного размера и порядка ветвления у разных видов.

А. Трутон (A. Troughton — Англия) изучал морфологию и взаимоотношения корней надземной части трав. Он подчеркнул, что измерения размеров корней необходимо сопоставлять с измерениями надземных частей. В результате многолетних исследований он установил у злаков отношение веса корней к весу надземных частей и средний размер главного корня. Эти отношения изменяются по мере роста растений. При изучении относительного прироста был применен метод, основанный на использовании аллометрической формулы.

При изучении относительного прироста травянистого растения именно в молодом возрасте (когда в их корнях и надземных органах еще не начался процесс старения) целесообразно устанавливать 6 показателей: вес корневой системы и надземной части, число побегов и придаточных корней, длину главного корня и его диаметр. На основании этих измерений были найдены коэффициенты регрессии.

В водных и почвенных культурах выяснялось соотношение прироста различных частей растений путем сравнения образцов из популяций, происходящих от одной родительской особи. Взвешивания подземной и надземной частей, измерения длины и диаметра главного и придаточных корней позволили вычислить параметры, характеризующие отдельные корни. Диаметр корня оказался постоянным как в пределах одного растения, так и у разных особей.

Показано значение методов работы с клоновым материалом, позволяющим точно выявить малейшие различия в развитии корневой системы.

Сезонной периодичности роста корней березы был посвящен доклад **Дж. Д. Овингтона и Г. Маррей** (D. D. Ovington a. G. Murray — Австралия, США). Взаимоотношения между корнями и средой устанавливались на основе наблюдений через вертикальные смотровые окна, установка которых привела лишь к небольшим нарушениям почвы. Они подробно описали установку для исследований. Измерялся рост корней в толщину и в длину, корни фотографировались. Метод «смотровых окон» позволяет установить среднедневной прирост корня и периодичность его роста.

И. Т. Федорова (Ленинград) исследовала взаимосвязи роста и развития подземных и надземных частей псаммофитов пустыни Каракум. Обнаружено много общего в характере роста, обновления и ветвления надземных и подземных частей. Поэтому на ранних стадиях онтогенеза по надземной части можно судить о степени сформированности корневых систем и о времени их максимального роста. Эти сведения необходимы для определения годичной продуктивности разновозрастных особей.

В своем докладе **И. Н. Рахтеенко и Б. И. Якушев** (Минск) показали, что действительная картина распределения корней в естественных и искусственных лесных насаждениях может быть выявлена при закладке траншей в междурядьях. Дляу становления соотношения надземных и подземных частей послойно определялся их вес. Они предлагают использовать одновременно метод крупных и мелких монолитов, траншейный метод и метод раскапывания по ходу корней, исследование активной части корневых систем по методу В. А. Колесникова и поглощающей поверхности по методу И. И. Колосова, а также определять сосущую силу по поглощению влаги из растворов различной концентрации. Применение перечисленных методов в комплексе позволяет всесторонне характеризовать продуктивность подземных органов.

В своем докладе **Н. Т. Нечаева** (Ашхабад) предлагает последовательно изучать корневые системы растений и сообществ пустыни, исследовать морфологию разновозрастных корневых систем (горизонтальное распространение, число порядков ветвления, наличие и расположение эфемерных корней, затем морфологию подземной части всего сообщества (траншейным методом), биологию корневых систем (формирование в онтогенезе, рост и отмирание, размер и характер годичных приростов, продолжительность жизни) и, наконец, определять массу корней отдельных видов и целых сообществ к моменту их максимального развития. Рекомендуется учитывать массу корней со всей площади питания растений. Выбор, подготовку площадок и взятие образцов следует производить по методу М. С. Шалыта (1960 г.).

И. Г. Рустамов (Ашхабад) вычислял поверхность корней по формуле площади боковой поверхности цилиндра; для этого нужно знать объем каждой фракции корней и их средний диаметр (С. М. Погребняк, 1927 г.). Он предлагает упростить расчеты длины, диаметра поверхности и объема корней при помощи составленных им таблиц.

По мнению Рустамова, для изучения полной продуктивности подземных частей пустынных сообществ недостаточно использовать метод монолитов, нужно еще проводить учеты корневой массы со всей площади питания растения.

Г. М. Добрынин (Ленинград) сообщил о своем методе исследования подземных и надземных органов злаков путем доращивания их после отмывки корней. Для отмывки рекомендуется 3—4%-й водный раствор перекиси водорода. Растения, высаженные в почву после отмывки корней, продолжают развиваться. Для пересадки растений сконструирована специальная посадочная разборная коробка. Этот метод позволяет осматривать корни молодого растения, выяснять влияние формирования корней на урожай в зависимости от размещения различных удобрений по горизонтам почвы и т. д.

Ф. И. Левин (Москва) в своем сообщении указал, что специфика возделывания культурных растений не позволяет применять многие методы, разработанные для дикорастущих видов. Источник ошибок лежит в несоответствии линейных размеров и форм почвенного монолита, использованного для учета корней, характеру размещения культуры и в наличии в пахотном слое измельченных остатков предшествующих культур. Он считает, что линейные размеры монолитов должны соответствовать или быть кратными ширине междурядий, а отмывка корней от почвы должна производиться после размокания монолитов в воде.

Взаимодействие корневых систем деревьев с почвой изучала **Е. М. Самойлова** (Москва). С этой целью она исследовала морфологическое строение корневых систем, учитывала количество проводящих и сосущих корней, изучала их зольный состав и корневые выделения, а также определяла химический состав почвы в прикорневой и внекорневой зоне.

В своем докладе **М. С. Шалыт** и **Л. Ф. Животенко** (Симферополь) пропагандировали механическую отмывку корневых систем с помощью советской корнеотмывочной машины УОК-50. Они сообщили о результатах учета соотношения биомассы надземных и подземных частей растений в группе фитоценозов Крымской Яйлы.

В докладе **Р. Дальмана** (R. S. Dahlman — США) освещены результаты исследования корневой продуктивности и обмена углерода в системе «корни—почва»; с помощью мечения травянистых растений C^{14} изучался переход углерода в почву. По скорости исчезновения C^{14} из корней сделано заключение о скорости их обновления.

Растениям на площадках со смешанным злаковым травостоем давали C^{14} для оценки перемещения углерода от одних компонентов экосистемы к другим. Получены данные о росте и продукции корней, выявлена корреляция между массой корней и содержанием органического вещества. Определены сроки максимального прироста корней в разных горизонтах почвы, выявлена интенсивность обновления корней; по распределению меченого углерода в корневой системе получены сведения о накоплении и разложении органического вещества. Размещение C^{14} в различных частях корневой системы обычно коррелировало с распределением биомассы по глубине почвы.

Запасы органического вещества в подземной сфере

Для изучения запасов органического вещества в подземной сфере растительных сообществ суши Земли **Н. И. Базилевич** и **Л. Е. Родин** предлагают использовать данные, полученные на основе учета площади питания модельных растений или с помощью аналогичных методов. Обзор приведенных авторами материалов (картосхема запасов корней в растительных сообществах Земли) свидетельствует об огромном диапазоне колебаний запасов подземных органов. Для составления картосхемы использовались данные распределения фитомассы по земной поверхности, ее годичном приросте и величинах колебаний запасов органического вещества в подземной сфере.

Выяснилось, что географическое распределение запаса корней на континентах аналогично распределению общей фитомассы.

На некоторых принципах определения продуктивности травянистых многолетников остановились **Х. Иваки** и **Б. Мидорикава** (H. Iwaki a. B. Midorikawa — Япония). Для многолетних злаков чистое увеличение общей биомассы в течение года может быть очень небольшим, так как старые корневища отмирают по мере формирования новых. Отмирание и разложение старых корневищ может быть причиной значительного занижения определяемых величин годичной корневой массы. Иваки и Мидорикава предложили модифицированный метод учета годичного прироста биомассы, основанный на раздельных определениях биомассы текущего года материнских корневищ или клубней и биомассы дочерних корневищ или клубней. Сбор образцов рекомендуется проводить не менее двух раз в год — перед весенним побегообразованием и в конце вегетационного периода или осеннего побегообразования, когда, очевидно, биомасса побегов достигает максимума.

При весеннем учете измеряется начальная биомасса материнских корневищ или клубней с отходящими от них корнями, при осеннем учете — конечная биомасса тех же частей, а также биомасса вновь образовавшихся дочерних клубней или корневищ с отходящими от них корнями. Годичная корневая продукция вычисляется приблизительно по предложенному авторами уравнению. Затруднения вызывает расчленение долгоживущих корневищ (в зависимости от их возраста) на новые корневища, материнские корневища текущего года и более старые корневища. При изучении корневой массы необходимо считаться с сезонным циклом изменения количества углеводов, запасенных в старых корневищах. Годичный цикл запасных веществ в старых корневищах косвенно оценивался путем анализа сезонных изменений их плотности.

В докладе **И. В. Игнатенко, В. П. Кирилловой, В. М. Понятовской** (Ленинград) были приведены результаты круглогодичного изучения динамики массы надземных и подземных органов мелкозлаково-разнотравного сообщества. На их динамику, кроме биологических особенностей компонентов, свойств почвы и ее воднотеплового режима, большое влияние оказывают погодные условия. Выявлены 2 периода накопления корней (весной и осенью), установлена разновременность нарастания корней в разных горизонтах почвы; для каждого горизонта рассчитано время полного обновления корневых систем (корнеобмен).

В докладе **В. М. Свешниковой** (Ленинград) показана тесная зависимость распределения и величины биомассы подземных органов растений высокогорных пустынь Памира от воднотемпературного режима и механического состава почв. Данные по соотношению размеров и массы надземных и подземных сфер показывают, что последние имеют значительно большую интенсивность роста; биомасса корневых систем превосходит надземную биомассу в 5—11 раз.

Р. Дальман сообщил о найденной им связи годичного прироста с максимальной биомассой корней в естественных сообществах; получены данные о продукции корней экосистемы прерий.

Определение продукции корневых систем травянистой растительности пойменных лугов выполнено **Т. И. Евдокимовой** и **Л. А. Гришиной**. Они рассказали о выявленной корреляции между надземной и подземной массой. Водный и температурный режимы почвы, степень ее оглеенности обусловливают различное распределение корней по профилю. Получены данные по динамике нарастания биомассы корней в зависимости от фазы развития растений.

К. Фиала, Д. Дикнова, Я. Квет и **И. Свобода** (K. Fiala, D. Dykyiova, J. Kvet, I. Svoboda — Чехословакия) сообщили об оценке продукции корневищ и корней в тростниковых сообществах. Они изучали сезонные изменения всех подземных органов. Поскольку метод монолитов не дал четких результатов, они изучали следующие вопросы: вегетативное разрастание растений, начальные стадии смыкания растений разных видов, соотношение подземной и надземной массы в начальной стадии развития и в стадии инвазии корневищных многостебельных растений, развитие подземных органов в условиях опыта (почвенные и водные культуры). Были детально охарактеризованы использованные методики.

Для определения биомассы корней в лесах Японии **Н. Каризуми** (N. Karizumi — Япония) в своем сообщении предложил применить метод взятия почвенных блоков с учетных площадок с одним деревом в центре. Корни из отдельных слоев блока подразделяются на категории по размерам, так что можно отличать проводящие части корней от деятельных. Автор установил коэффициенты вариаций и регрессий; для тонких корней они незначительны и больше для крупных. Им предложена формула для косвенной оценки корневой и надземной биомассы на основе вычисляемых и измеряемых величин — веса стебля, ветки, листа, общего веса всех побегов, веса корней различного диаметра и общего веса всей корневой системы, общего веса дерева и годового прироста листьев, веток и т. д. При изучении 110 насаждений различных хвойных пород обнаружено, что отношение биомассы корней к общей биомассе дерева постоянно и составляет 0.25. Приведены сведения по общей длине и площади поверхности корней различных классов. Размеры вычислялись по данным о весе, средних диаметрах и общей плотности.

М. С. Шалыт и **Л. Ф. Животенко** сообщили о полученных ими материалах по структуре фитомассы надземных и подземных частей некоторых травянистых и полукустарничковых фитоценозов Крыма, а для некоторых из них и данные о распределении подземной биомассы по почвенным горизонтам. Основная масса подземных органов сосредоточена в приповерхностных слоях почвы.

Морфолого-анатомические особенности корневых систем

В своем докладе **В. Н. Голубев** (Ялта) рассказал о результатах изучения биоморфологии корневых систем, их структуры, процессов сезонного нарастания, формирования в онтогенезе, экологической пластичности и т. д. В связи с этим он рассмотрел вопрос о более точном учете динамики продуктивности травяных ценозов и о разработке методики определения запаса, годичного прироста и опада корней.

По мнению Голубева, знание общей морфологии корневых систем позволит рационально использовать стандартные методы определения биомассы корней разновозрастных модельных экземпляров; это создаст предпосылки для расчета их годичного прироста, а также биомассы прироста и опада корневых систем всех видов состава сообществ в целях определения продуктивности подземных частей.

Т. А. Работнов (Москва) в своем докладе высказал мнение, что на состав, строение и динамику фитоценозов определяющее влияние оказывает их подземная структура. Имея данные о весе, объеме и диаметре отдельных фракций подземных органов, можно получить представление о площади их поверхности, их длине и объемном весе. Необходимо выяснение степени участия отдельных видов в сложении внутрипочвенной части ценозов. Для этого перспективен учет численности особей или побегов в надземной части и средней массы подземных органов, приходящихся на один побег. Поскольку популяции луговых растений представлены разновозрастными особями, нужно определить численность основных возрастных групп и для каждой из них установить среднюю массу подземных органов. Важно знать возрастной состав популяций, количество живых и отмерших органов, динамику изменения общей массы корней по сезонам и

годам. Динамика их связана с сезонными и годичными ритмами образования и отмирания подземных органов, отложения и расходования запасных веществ.

Сообщение **Э. Г. Бирюлевой** и **В. К. Василевской** было посвящено изучению продуктивности корней. Авторы считают необходимым учитывать в таких исследованиях способность корней к сокращению. Они разработали методику наблюдений над втягиванием корней в естественной обстановке и на опытном участке. У представителей различных семейств сокращение корней в зависимости от их анатомо-морфологических особенностей проявляется по-разному; общим для втягивающихся корней является обилие мягких тканей, крупноклетность.

В. К. Василевская и **Г. И. Шокина** (Ленинград) в своем докладе обратили внимание на важность изучения морфолого-анатомических особенностей партикулирующих растений. Они показали, что партикуляция особенно характерна для многолетних трав и полукустарничков, в частности для растений Крыма. Взаимодействие надземных и подземных частей особенно ярко выражено при партикуляции. Степень партикуляции зависит от соотношения процессов отмирания и возобновления. Начало партикуляции связано со вступлением растений в генеративную фазу. При изучении анатомической структуры партикулирующих растений выявлялась динамика развития и отмирания тканей древесины, соотношение живых и мертвых тканей, мягких и твердых элементов, ширина радиальных лучей. В результате отмирания тканей и партикуляции снижается биологическая продуктивность корневых систем.

В. И. Запрягаева (Душанбе) доложила об изучении корневых систем древесных и кустарниковых растений Памироалая в условиях весьма разнообразного рельефа. Общей особенностью всех поясов Памироалая является засушливость климата. Автором показано формирование корневых систем в возрастном аспекте и распространение корней в зависимости от увлажненности разных горизонтов почвы; установлены размеры корней, распространяющихся в горизонтальном и вертикальном направлениях.

Корневые системы белой акации в лесах Венгрии изучались **Б. Керестеши** (B. Keresztesi — Венгрия) с учетом особенностей почвы и надземных органов деревьев в разном возрасте. Он показал, что на расположение корней, интенсивность их ветвления в разных генетических горизонтах почвы и на их анатомическое строение сильное влияние оказывают особенности почвы. Установлены типы корневых систем белой акации, произрастающей на различных почвах.

В докладе **К. Кройцера** (K. Kreutzer — ФРГ) изложены данные об адаптации корней *Alnus glutinosa* к влажным почвам, глубине проникновения корней и их количестве в разных почвенных горизонтах.

О распределении корневых систем растений высокогорных пустынь Памира сообщила **В. М. Свешникова** (Ленинград). У пустынных растений в условиях различного водно-температурного режима и механического состава ряда почвенных разностей обнаруживаются значительные различия в размерах, интенсивности развития и ветвления боковых корней; главный корень чаще всего отмирает. Характерно более мощное развитие боковых корней по сравнению с главным и интенсивное развитие мелких сосущих корней. При резко выраженной сухости почв корневые системы растений неглубокие, сильно угнетены; при оптимальном увлажнении они развиты наиболее мощно, глубоко проникают, главный корень не отмирает, корни 2-го и 3-го порядков развиваются в большом количестве. Придаточные корни образуются в кратковременные периоды выпадения осадков. Корневые системы в луговых местообитаниях, занимающих на Памире весьма малые площади, в отличие от пустынных характеризуются незначительным ростом в глубину, очень слабым развитием корней 2-го и 3-го порядков, незначительным простиранием в горизонтальном направлении.

У пустынных растений глубина корневых систем превышает высоту надземных частей в 15—30 раз, а объем в 25—45 раз. Мощное развитие корневых систем в сравнении с надземной частью является результатом использования ими влаги как атмосферного, так и конденсационного происхождения.

Сезонная периодичность и формирование корней

Дж. Д. Овингтон и **Г. Маррей** (J. D. Ovington a. G. Murray — Австралия и США) провели очень интересные наблюдения за сезонной периодичностью роста корней *Betula verrucosa* и *B. pubescens* через вертикальные смотровые окна. Активный рост корней происходит с мая до августа; он незначителен в апреле и с сентября до декабря; в течение января—марта роста нет. Сильный рост начинается после раскрывания почек и полного развития листьев, а заканчивается за несколько недель до начала листопада. Рост отдельных корневых окончаний длится не более 8 недель; в среднем у большинства корней он продолжается около 3 недель.

Циклическая смена корней («корнепад») установлена **В. А. Колесниковым** (Москва) у сеянцев и взрослых деревьев; длительность жизни всасывающих корней незначительна — несколько дней. Корнепад дает значительное количество от общего запаса корней в почвах (от 35 до 75—85% в засушливые годы). Максимальный корнепад происходит до начала и в начале вегетации, а затем — в период сильного роста, плодоношения и листопада. В некоторые возрастные периоды от основания дерева может возникать целая группа корней, у которых корнепад идет в ускоренном темпе. Рост и отмирание корней происходят строго последовательно.

А. Я. Орлов (Москва) изучил формирование и продолжительность жизни сосущих и самых мелких ростовых корней сосны. Он сообщил, что снижение темпов роста происходит на 3-м и 4-м годах жизни. По мере роста корня на некотором расстоянии от его

точки роста появляются сосущие корни, микориза и единичные тонкие ростовые корни последнего порядка. Наибольшая интенсивность образования всасывающих окончаний и их ветвление наблюдается в 1-й и 2-й годы жизни. Активная поверхность сокращается в сухие годы и перед отмиранием. Увеличение ее происходит в результате дихотомического ветвления точек роста и за счет появления небольших отростков на более старых частях корней. Орлов привел данные об изменении поверхности микориз, их приросте и опаде за год, об общей и активной поверхности корней. Всасывающая корневая система сосны существует длительный срок и не скоро заменяется новой. Освоение почвы сосущими корнями происходит медленно, а мелкими ростовыми корнями и образующейся на них микоризой более или менее быстро — в течение 1—2 лет. Система ростовых корней и микориз в течение ряда лет использует почти один и тот же объем почвы. Полученные данные не согласуются с распространенным мнением, что для успешного снабжения растений водой и питательными веществами необходимо очень энергичное и непрерывное освоение почвы корнями и с представлением о чрезвычайно большой протяженности и поверхности корневых систем.

Г. Барджиони (G. Bargioni — Италия) отметил, что антагонизм корней плодовых деревьев различных видов может вызываться конкуренцией за питательные вещества или влагу. Отрицательное влияние на корни оказывают продукты обмена веществ микроорганизмов, поселяющихся на них, или ядовитые выделения корней растений другого вида.

Распределение корней и локализация в них изотопов

В своем докладе **Дж. С. Олсон** (J. S. Olson — США) сообщил о возможности выявления биомассы корней, их распределения и функциональной активности на различных глубинах с помощью введения в ствол деревьев изотопа того или иного элемента, который быстро перемещается в корни и окружающую их среду. Чтобы установить поступление и выделение изотопа в насаждения производится одновременная обработка изотопом модельных деревьев. Он подчеркнул необходимость математического моделирования корневых систем как частей целого биоценоза. Таким способом можно выявить в общей биомассе корней особенно тонкие корни, которые трудно отделить от почвы, корней трав, кустарников и т. п. Использование меченых атомов было необходимо и для создания математических моделей, отражающих ход ведущих факторов среды в основных типах леса.

Результаты полевых исследований показали быстрое перемещение изотопов из стволов в корни и из корней в почву, со скоростью большей, чем перенос их дождями, с опадом листьев или при просачивании с поверхности почвы. Основное количество радиоактивного цезия, поступившего в почву из корней в течение периода их роста, связывается гумусом или минеральной частью почвы; количество его уменьшается с глубиной, что, вероятно, связано с различиями в содержании живых и мертвых корней в разных горизонтах.

Метод радиоактивной метки был испробован для получения косвенных выводов о распределении корней вместо трудоемких ручного и флотационного способов отделения корней в большом количестве образцов. Установлена эмпирическая связь между общим количеством изотопа в почве и общим количеством корней на основе регрессии логарифмов этих величин.

Поглощению питательных веществ корневыми системами было посвящено сообщение **Р. С. Рассела** (R. S. Russell — Англия). Он охарактеризовал методы, дающие информацию о поступлении и перемещении ионов в различные части неповрежденных корней.

В полевых условиях исследовалось размещение живых корней и поглощение питательных веществ из почвы на разных глубинах. Различия в поглощении по всей глубине корнеобитаемого слоя можно установить путем маркировки радиоактивными элементами различных горизонтов почвы; степень поглощения питательных элементов может быть точно установлена, поскольку индикатор равномерно распределяется в лабильных питательных веществах.

Рассел предложил метод радиоактивных индикаторов. Он оценивается как достаточно точный по сравнению с другими известными методами измерения объема или веса корней в почве, так как устраняется большая потеря тонких корней в процессе исследования, кроме того, этот метод позволяет различать живые и мертвые корни. В побеги растений вводится индикатор, достаточно равномерно распределяющийся по корневой системе, но не выделяющийся в почву. Распределение корней в почве может быть определено путем измерений количества индикатора в различных горизонтах почвы.

Лабораторные исследования поглощения питательных веществ различными частями неповрежденных корневых систем, в отличие от полевых, могут дать подробную информацию о скорости поглощения всей корневой системой, о внутривидовых морфологических различиях, о степени влияния диффузии ионов в почве на поглощение их растениями.

Опыты с водными культурами дают наилучшие возможности для количественного исследования поглощения веществ всей корневой системой и ее разными частями, а также перемещения поглощенных ионов в другие части растений.

А. Н. Тюрюканов, Ю. Д. Абатуров, А. Н. Летова (Обнинск) изложили результаты экспериментального изучения роли корневых систем в миграции изотопов в модельной системе «раствор—растение—раствор». Задача состояла в оценке размеров био-

генной миграции 19 радиоизотопов. В конце опыта учитывалось количество изотопов в растворах, зеленой массе и в корнях. Обнаружено неодинаковое распределение каждого из изученных изотопов. Одни из них накопились преимущественно в растениях (биотропы), другие — в растворах (гидротропы) и третьи (эквитропы) распределились между биомассой и раствором примерно одинаково. Такая феноменологическая классификация радиоизотопов по их распределению позволяет приблизиться к установлению скорости круговорота различных химических элементов в системе «раствор—растение—раствор» и к обоснованию биогеохимических критериев миграции радиоизотопов в природных условиях.

Ризосферные организмы и методы их изучения

Многолетние исследования **М. С. Гилярова** (Москва) показали, что между корневыми системами растений и обитающими в почве беспозвоночными существуют многообразные взаимоотношения. Для данных зональных климатических условий имеется определенная корреляция между глубиной проникновения в почву беспозвоночных, корней растений и мощностью гумусового горизонта. Почвенные животные проделывают ходы, которые обеспечивают более легкое проникновение корней в глубь почвы. По расчищенным сапрофагами корневым следам разрастаются корни новых растений. Почвенные фитофаги, в основном насекомые, питаются корнями растений или сильно повреждают их. Это часто приводит к гибели, ослаблению или патологическому состоянию растений. Степень повреждения корневых систем растений полифагами зависит от влажности почвы, содержания в ней гумуса и численности почвенных насекомых. Еще нагляднее проявляется деятельность грызунов, не только питающихся корневыми системами, но и энергично рыхлящих почву. Общеизвестна зависимость развития корневых систем растений от микрофлоры почвы. Беспозвоночные инокулируют почву микроорганизмами. Все это свидетельствует о необходимости учета животных и их деятельности при изучении подземных частей растений.

В ризосфере растений обнаружено большое количество вегетативных клеток и цист простейших. **Ю. Г. Гельцер** (Москва) разработал новый метод непосредственного изучения их в ризосфере. Для этого растения выращиваются на наклонно расположенных стеклянных пластинках, покрытых тонким слоем агаризованной среды. У простейших обнаружена большая склонность к росту на поверхности корней. В ризосфере проростков распределение клеток простейших крайне неравномерно; очень большое количество их скапливается вокруг отмерших корневых волосков и в зоне корневых чехликов. Рост амеб очень слаб. Простейшие накапливаются в ризосфере растений только в тех случаях, когда там хорошо развиваются бактерии; грибное и актиномицетное население почвы подавляет рост простейших в ризосфере.

В своем сообщении **М. Г. Григорьева** (Ленинград) показала количественные и качественные различия комплексов почвенных животных в сообществах ковыльной степи, на залежах и в посевах пшеницы в Оренбургской области. Обилие отдельных животных или целых экологических групп в различных по составу растительных группировках сильно колеблется; групповой состав животных под покровом одной культуры почти постоянен. Зависимость развития населения почвенных беспозвоночных от состава растительности природных и культурных биоценозов не ограничивается только трофическими связями фитофагов, но распространяется также на сапрофагов почвообразователей. Выявление этих взаимозависимостей важно для решения проблемы повышения продуктивности корневых систем растений.

В. Ф. Николюк (Ташкент) изучал корневые системы диких и культурных растений Узбекистана как сферы сосредоточения микроорганизмов, в том числе простейших. Оказалось, что растения аккумулируют в своей корневой зоне значительное количество простейших, особенно весной; в засушливые периоды протисты почти не встречаются. Значительна численность амеб. Видовой состав протистов подтверждает, что корневая система растений оказывает селективное действие на протистофауну, оно менее сильно в подземной сфере дикорастущих видов и более четко выражено у культурных (хлопчатник).

Основной причиной скопления протистофауны в зонах корневых систем растений следует считать аккумуляцию в их ризосфере различных физиологических групп почвенных бактерий, которые служат источником пищи для протистов.

Как указала **Л. Н. Новичкова-Иванова** (Ленинград), водоросли в ризосфере были обнаружены совсем недавно. Трудность изучения взаимовлияния водорослей и высших растений велика, так как они постоянно изменяются. Выяснено, что количество клеток водорослей в ризосфере зависит от почвенно-климатических условий, типа и роста корневых систем и от физиологического состояния растений. Тонкие сосущие проводящие корни являются наиболее благоприятным местообитанием для ризосферных водорослей. Роль водорослей в ризосфере определяется скорее всего не их массой, а биохимическим воздействием как на корни растений, так и на бактерии, грибы и микрофауну. В целом, ризосфера представляется ареной столкновения бактерий, актиномицетов, грибов, простейших и водорослей.

По мнению **С. А. Самцевич** (Минск), природа, значение и количество корневых выделений, а также место, откуда происходит их экзосмос из корней, все еще не выяснены. Значение слизистых корнеоблекающих чехлов весьма велико, что доказано многими исследователями. В специально поставленных опытах автор, изучив кончики растущих корней под микроскопом, показал, что корневые чехлики, меристема и зона растяжения клеток, а иногда и часть зоны корневых волосков покрыты гелеобраз-

ным чехлом. Самцевич попытался определить объем всей массы гелеобразных веществ, выделяемых различными видами культурных злаков, бобовых и других растений в почву за период вегетации. Он установил большой объем этих веществ на единицу площади. Это представляется весьма важным, поскольку гелеобразные выделения корней имеют весьма большое значение в жизни растений и в почвообразовательных процессах. С их помощью растения непрерывно увлажняют места, в которых должны расти корни, и уменьшают сопротивление их передвижению в грунте; выделения регулируют корневую и прикорневую микрофлору, обогащают почву органическими и минеральными соединениями, способствуют оструктуриванию почвы.

Классификация корневых систем

В. Н. Голубев (Ялта) придает важное значение созданию региональной морфологической классификации корневых систем. Он предложил классификацию корневых систем травянистых растений и полукустарничков, в которой строго разделены собственно корневые системы и подземные побеговые органы; выделяются 2 основных типа структуры корневых систем — стержнекорневая и кистекорневая, а также переходная (стержне-кистекорневая) форма. Основные типы разделяются на подтипы по общему габитусу и пространственному размещению боковых и придаточных корней. В классификации он учитывает также глубину проникновения и ширину простирания корневых систем. При этом можно устанавливать произвольное необходимое количество классовых промежутков глубины и ширины простирания корней.

М. П. Петров (Ленинград) подвел итоги изучения подземных органов растений песчаных и гипсовых пустынь Средней Азии. Исследовались морфология и динамика развития корневых систем в течение нескольких вегетационных периодов в связи с экологическими условиями; изучался характер распределения подземных частей растительных группировок в целом. Накоплен обширный материал, позволяющий судить о типах корневых систем доминантов и эдификаторов сообществ, особенностях их развития и распределения в различных ассоциациях.

Для изучения растений песчаных пустынь наиболее пригодным оказался метод полной раскопки корневых систем, в глинистых и лёссовых пустынях — траншейный метод. Для расшифровки адаптации растений к пустынной обстановке особое значение имеет изучение закономерностей образования придаточных корней и почек на корнях. Изучение корреляций всех органов растений в разных фазах их развития позволит понять причины отмирания и восстановления корней, а также динамику их роста.

Для успешного изучения строения подземных органов, по мнению **П. К. Красильникова** (Ленинград), необходимо лучше обосновать и дополнить наиболее удачные из существующих классификаций. Особенно мало в этом отношении сделано по разработке классификации корневых систем деревьев и кустарников; поэтому она нуждается в дополнениях и детализации (Красильников, 1960 г., 1962 г.).

Несовершенство классификаций проявляется в том, что большинство авторов выделяет только 3 основных типа корневых систем или же разделяет их на интенсивные и экстенсивные или исследует корневую систему одного вида в зависимости от условий обитания без сопоставления с другими видами; отсутствует не только единая классификация, но и нет более или менее установившихся морфологических терминов, пригодных для описания корневых систем деревьев и кустарников.

Красильников привел ряд соображений о возможности расширения границ общепринятых классификаций. Он предлагает деление корневых систем деревьев и кустарников на различные типы и группы и дает схемы их подразделения. Так, для корневой системы главного корня он выделил 11 вариантов, учитывающих своеобразие подземных органов разных видов, для растений с придаточными корнями — 8 вариантов. Красильников установил типы первичных, вторичных и комбинированных корневых систем. Для классификации используется небольшое количество признаков — наличие или отсутствие вторичного утолщения, строение основного скелета корневой системы, особенности придаточных корней и др.

В дальнейшем предполагается использовать такие признаки, как анатомическое строение подземных органов, их физикомеханические свойства и химический состав, порядок ветвления и расположения боковых корней, особенности корневых окончаний и др. На основе систематизации таких данных представится возможность разработки более совершенного подразделения корневых систем деревьев и кустарников.

Основное содержание докладов, заслушанных на Симпозиуме, несомненно представляет интерес для многих ботаников, так как они освещают в разных аспектах методы и направления современных исследований корневых систем растений.

Материалы, изложенные в докладах, особенно методического характера, дают много нового для решения проблемы продуктивности растений и тем самым способствуют выполнению Международной биологической программы.

В результате работы Симпозиума была принята резолюция, переданная в Советский национальный комитет по МБП.

В. М. Свешникова.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

Vol. LV No. 3

March 1970

BOTANICAL JOURNAL

Published by the Botanical Society of the U. S. S. R.

CONTENTS

Адрес редакции Ботанического журнала: Ленинград, В-164, Менделеевская лин., д. 1

Ленинградское отделение издательства «Наука»

Завед. редакцией *М. П. Тулина.* Технический редактор *Г. А. Смирнова*
Корректоры *Н. А. Абрамова* и *Е. А. Гинстлинг*

Сдано в набор 9/XII 1969 г. Подписано к печати 2/III 1970 г. Формат бумаги 70×108¹/₁₆.
Печ. л. 10 + 2 вкл. (¹/₄ печ. л.) = 14.35 усл. печ. л. Бум. л. 5¹/₈. Уч.-изд. л. 15.93. Тип. зак. № 627.
М-09305. Тираж 2610.

1-я тип. издательства «Наука». Ленинград, В-34, 9 линия, д. 12

1 р. 50 к.

Индекс 70056

СОДЕРЖАНИЕ